

Aapasuon kasvillisuus ja sen vaikutus hiilidioksidin vaihtoon



Hanna Hyvönen

Helsingin yliopisto

Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta

Biotieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologian pro gradu -tutkielma

Toukokuu 2015



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos – Institution – Department Biotieteiden laitos	
Tekijä – Författare – Author Hanna Hyvönen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Aapasuon kasvillisuus ja sen vaikutus hiilidioksidin vaihtoon			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma	Aika – Datum – Month and year Toukokuu 2015	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 79 sivua + liitteet 9 sivua	
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Aapasuot ovat tärkeitä hiilinielujä, joiden hiilidioksidin vaihto suon ja ilmakehän välillä perustuu kasvien yhteyttämiseen ja hengitykseen sekä turpeen ja muun kuolleen orgaanisen aineksen hajoamiseen mikrobitoiminnan seurauksena. Kasvien yhteyttämistehoon vaikuttavat paitsi ympäristötekijät myös kasvien lehtipinta-ala ja biomassa sekä niiden kehitys. Aapasuon kasvien kehitystä eli fenologiaa ja funktionaalisten ryhmien biomassaa sekä lehtialaindeksiä on tutkittu melko vähän Suomessa, mikä tekee niistä mielenkiintoisen ja tärkeän tutkimuskohteen.</p> <p>Tässä työssä tutkittiin aapasuon kasvivyhteisöjen lajistoa, kehitystä ja näiden vaikutusta hiilidioksidivaihtoon suon ja ilmakehän välillä. Työn tarkoituksena oli mitata kasvien ja suotyyppien biomassaa ja lehtialaindeksiä sekä selvittää, miten ne yhdessä vedenpinnan korkeuden ja turpeen hajottajien kanssa selittävät suon hiilidioksidin vaihtoa. Yksi tutkimuksen tavoitteista oli myös rakentaa regressiomallit biomassaa- ja lehtialaindeksinäyteaineiston pohjalta. Mallien avulla voidaan ennustaa kasviryhmien biomassaa ja lehtialaindeksiä pelkästään pituus- ja peittävyystietojen avulla.</p> <p>Aineisto kerättiin kesällä 2014 Sodankylän Halssiaavalla, jonka suotyyppit jaettiin ravinteisuus- ja märkyyden mukaan oligotrofisiin, mesotrofisiin ja eutrofisiin jänteisiin, välipintoihin ja rimpiin. Suotyyppien kasvivyhteisökoostumusta selvitettiin kasviryhmien peittävyys- ja pituuskartoituksilla alku-, keski- ja loppukesällä. Lisäksi kasviryhmien kasvua seurattiin 16 tehoseurantaruudulla viikoittain ajanjaksolla 6.6.-18.8. Biomassa- ja lehtialaindeksinäytteet kerättiin eri suotyypeiltä heinäkuun puolivälissä ja regressioanalyysin avulla mallinnettiin jokaiselle kasviryhmälle kaksi yhtälöä: yhden, joka selitti biomassaa ja toisen, joka selitti lehtipinta-alaa. Mallien avulla ennustettiin biomassan ja lehtialaindeksin arvot alku- ja loppukesälle sekä tehoseurantaruuduille hyödyntäen eri ajankohdilta kerättyä kasviryhmien pituus- ja peittävyysaineistoa. Hiilensidontaa ja siihen vaikuttavia tekijöitä tutkittiin sekä kovarianssimenetelmällä (koko suon hiilidioksidin vaihto) että suljetulla kammiomenetelmällä (hiilidioksidinvaihto 1m² alalta eri suotyypeillä). Hiilidioksidin vaihtoa selitettiin mitatuilla kasvillisuudella ja muita ympäristötekijöitä kuvaavilla muuttujilla. Turpeessa elävien hajottajien aktiivisuutta mitattiin hajotuskokeella, jossa suotyypeille asetettiin karkepusseja.</p> <p>Kasvinäyteaineiston pohjalta laaditut regressiomallit selittivät kasviryhmien lehtialaindeksiä ja biomassaa hyvin. Koko aapasuon keskimääräinen putkilokasvien lehtialaindeksi ja biomassa maksimivaiheessa oli 0,73 m² m⁻² ja 147 g m⁻², sammalla puolestaan 5,5 m² m⁻² ja 351 g m⁻². Vähiten lehtipinta-alaa ja biomassaa oli rimmillä ja eniten kuivemmilla suotyypeillä, erityisesti mesotrofisella jänteellä putkilokasvien osalta ja lettovälipinnalla rahkasammalten osalta.</p> <p>Vaikka rahkasammalta (<i>Sphagnum</i> spp.) oli biomassaltaan ja lehtipinta-alaltaan huomattavasti putkilokasveja enemmän, oli rahkasammalten merkitys bruttoprimäärituotantoon ja respiraatioon vähäistä verrattuna putkilokasveihin. Saravaltaisilla ja kuivemmilla suotyypeillä oli suurempi bruttoprimäärituotanto ja respiraatio kuin märkien rimpien kasvivyhteisöillä. Respiraatio kasvoi lehtialaindeksin kasvaessa, vedenpinnan tason laskiessa (turpeen kuivuessa), oljen vapauttaman hiilimäärän kasvaessa (hajottajien aktiivisuuden lisääntyessä) ja pintaturpeen hiilimäärän laskiessa. bruttoprimäärituotanto kasvoi vedenpinnan tason laskiessa, putkilokasvien lehtialaindeksin kasvaessa sekä pintaturpeen oljen massahävikin kasvaessa (hajottajien aktiivisuuden lisääntyessä). Lämpötila ja PAR (fotosynteesistä aktiivinen säteily) selittivät 25 % bruttoprimäärituotannosta ja lämpötila 39 % respiraatiosta. Jäljelle jääneestä vaihtelusta kasvillisuus sekä muut käytetyt ympäristömuuttujat selittivät 55 % bruttoprimäärituotannosta ja 78 % respiraatiosta. Koko suon bruttoprimäärituotanto kasvoi nopeimmin kesäkuussa ja saavutti huippunsa elokuun alussa. Kasvien keskimääräinen biomassa ja lehtipinta-ala noudattivat samanlaista kasvukäyrää kuin bruttoprimäärituotanto ja suurimmillaan ne olivat heinä-elokuun vaihteessa. Raate (<i>Menyanthes trifoliata</i>), kurjenjalka (<i>Potentilla palustris</i>), suokukka (<i>Andromeda polifolia</i>) ja sarakasvit ja leväkkö (<i>Cyperaceae</i> ja <i>Scheuchzeria palustris</i>)-ryhmä noudattivat vastaavanlaista kasvukäyrää, mutta vaivaiskoivulla (<i>Betula nana</i>) ja karpalolla (<i>Vaccinium oxycoccos</i>) ei havaittu biomassan ja lehtialaindeksin kasvua kesän aikana.</p> <p>Tässä tutkimuksessa laadittuja biomassan ja lehtialaindeksin ennustemalleja voi jatkossa hyödyntää ainakin Halssiaavalla ja lähialueen aapasuilla. Halssiaavalla jatketaan kasvillisuuden kartoittamista sekä kovarianssi- ja kammiomenetelmämittauksia tulevana vuosina. Vertaamalla kesän 2014 tuloksia tuleviin kesiiin voidaan vuosien välistä vaihtelua tutkia ja mahdollisesti selvittää aapasuon pitkäaikaisia kasvillisuusmuutoksia sekä muutoksia hiilidioksidin vaihdossa suon ja ilmakehän välillä.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Biomassa, lehtialaindeksi, hiilidioksidin vaihto, aapasuo, suotyyppi, respiraatio, bruttoprimäärituotanto, kammiomittaukset			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors FT Tarmo Virtanen, FT Mika Aurela, FT Juha Mikola, FT Timo Penttilä			
Säilytyspaikka – Förvaringsställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Tiedekunta – Fakultet – Faculty Faculty of Biological and Environmental Sciences		Laitos – Institution– Department Department of Biosciences	
Tekijä – Författare – Author Hanna Hyvönen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title The vegetation and its effect on CO ₂ exchange at a northern aapamire			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ecology and evolutionary biology			
Työn laji – Arbetets art – Level Msc. Thesis		Aika – Datum – Month and year May 2015	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 79 pages + Appendices 9 pages
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Northern aapa mires are important carbon sinks. Their CO₂ exchange with the atmosphere is based on plant photosynthesis and respiration, and the decomposition of peat and other dead organic matter by microbial activity. The photosynthetic efficiency of plants depends on environmental factors and the amount and development of plant leaf area and biomass. There is not much research on the leaf area index and biomass of plants on aapa mires which makes them an interesting and important subject of research.</p> <p>This study investigated plant community composition, development and their effect on CO₂ exchange at a northern aapa mire in Finland. The purpose of this study was to survey the biomass and leaf area index of plants within mire types and determine how they, together with water level and microbial activity, and explain the CO₂ exchange between the mire and atmosphere. Another aim of this study was to construct regression models for predicting biomass and leaf area index using the plants' height and coverage data.</p> <p>The study was conducted in summer 2014 at Halssiaapa, an aapa mire in Sodankylä. The mire was divided into oligotrophic, mesotrophic and eutrophic hummocks, lawns and hollows. The plant community species, their height and coverage were determined in early June, mid-July and mid-August. Moreover, the growth of plant groups was monitored weekly at 16 inventory squares between 6th June and 18th August. Biomass and leaf area samples were collected from different mire types in mid-July, and by the use of regression analysis, two equations were modelled for each plant group, one for predicting biomass and another for predicting leaf area index. The equations were used for predicting biomass and leaf area index for plant groups and mire types based on early June and mid-August data, and the weekly inventory squares. CO₂ exchange, and factors controlling it, were measured via an eddy covariance method (measures exchange at ecosystem scale), and a closed chamber method (measures exchange from 1m²). Biomass, leaf area index, species composition, water level and soil factors (indicators of decomposer activity) were used to explain CO₂ fluxes. The activity of decomposers in peat was measured via a decomposition test where litter bags containing tea or straw were placed at sampling sites on the mire.</p> <p>The regression models based on plant sample data explained well the biomass and leaf area indices of plant groups. The mire's overall and maximum biomass and leaf area indices were 147 g m⁻² and 0,73 m² m⁻² respectively for vascular plants, and 351 g m⁻² and 5,5 m² m⁻² respectively for mosses. Hollows displayed the lowest leaf area index and biomass values, whilst hummocks showed the highest values. Mesotrophic hummocks had the highest values for vascular plants and eutrophic lawns showed the highest values for mosses.</p> <p>Despite having a considerably higher level of biomass and leaf area index than vascular plants, <i>Sphagnum</i> mosses had a much lower gross photosynthetic capacity. Plant communities on lawns and hummocks with an abundance of sedges (Cyperaceae) had a higher gross photosynthetic capacity and respiration level than plant communities in hollows. Factors leading to increased respiration were increasing vascular leaf area index, release of carbon from straw (indicating decomposer activity), decreasing water level (drier peat) and carbon content in surface peat. Factors leading to increased gross photosynthetic capacity were increasing vascular leaf area index, decreasing water level and decreased straw mass in surface peat (indicating decomposer activity). Temperature and PAR (Photosynthetically Active Radiation) explained 25 % of the variation in gross primary production and 39 % in respiration. The other environmental factors explained 55 % of the residual variation in gross primary production and 78 % in respiration. The mire's gross primary production showed highest increase rate in June and reached its maximum level in early August. Mean plant biomass and leaf area index had the same growth pattern as gross primary production, reaching peak levels at the end of July. The plants <i>Menyanthes trifoliata</i>, <i>Potentilla palustris</i>, <i>Andromeda polifolia</i> and the functional group containing sedges and <i>Scheuchzeria palustris</i>, had a similar growth pattern, but no change in biomass and leaf area index of <i>Betula nana</i> and <i>Vaccinium oxycoccos</i> was detected during the growing season.</p> <p>The models constructed in this study for predicting biomass and leaf area index can be used at Halssiaapa and other nearby aapa mires. Plant surveying and CO₂ exchange measurements will be continued at the site in future. Longterm changes in plant community species and CO₂ exchange can be researched by comparing results from year 2014 with in coming summers.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Biomass, leaf area index, carbon dioxide exchange, aapamire, respiration, gross primary production, chamber measurements			
Ohjaaja tai ohjaajat –Handledare – Supervisor or supervisors Tarmo Virtanen (PhD), Mika Aurela (PhD), Juha Mikola (PhD) and Timo Penttilä (PhD)			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

SISÄLLYSLUETTELO

1. Johdanto	1
1.1 Aapasuot ja niiden kasvillisuus.....	1
1.2 Ympäristötekijöiden vaikutus soiden kasvillisuuteen	4
1.3 Aapasuon funktionaaliset ryhmät.....	5
1.4 Soiden hiilenvaihto	8
1.5 Tutkimuksen tarkoitus.....	9
2. Aineisto ja menetelmät.....	12
2.1 Tutkimusalue	12
2.2 Suotyypit.....	13
2.3 Fenologian seuranta.....	19
2.4 Biomassan ja lehtialaindeksin mittaaminen ja ennustaminen	21
2.5 Maaperämittaukset.....	24
2.6 Hiilidioksidimittaukset.....	25
2.6.1 Hiilenvaihdon mallitus.....	27
2.6.2 Jäännösvaihteluanalyysi	28
3. Tulokset.....	30
3.1 Lehtialaindeksin ja biomassan ennustaminen.....	30
3.2 Lehtialaindeksi	31
3.2.1 Lehtialaindeksi kasviryhmittäin	31
3.2.2 Lehtialaindeksi suotyypeittäin	33
3.3 Biomassa.....	37
3.3.1 Biomassa kasviryhmittäin	37
3.3.2 Biomassa suotyypeittäin.....	38
3.4 Hiilidioksidimittaukset.....	42
3.4.1 Respiraatioon vaikuttavat tekijät	42
3.4.2 Bruttoprimäärituotantoon vaikuttavat tekijät.....	45
3.4.3 Respiraation perustaso ja bruttoprimäärituotanto.....	47
4. Tulosten tarkastelu	49
4.1 Lehtialaindeksin ja biomassan ennustaminen.....	49
4.2 Lehtialaindeksi	50
4.2.1 Lehtialaindeksi kasviryhmittäin	50
4.2.2 Lehtialaindeksi suotyypeittäin	52
4.3 Biomassa	53
4.3.1 Biomassa kasviryhmittäin	53
4.3.2 Biomassa suotyypeittäin.....	55
4.4 Hiilidioksidimittaukset.....	56
4.4.1 Respiraatioon vaikuttavat tekijät	56
4.4.2 Bruttoprimäärituotantoon vaikuttavat tekijät.....	58
4.4.3. Respiraation perustaso.....	59
4.4.4. Maksimaalinen bruttoprimäärituotanto.....	61
5. Luotettavuuden tarkastelu ja tutkimuksen ongelmat	63
6. Johtopäätökset.....	65

7. Kiitokset	67
8. Lähteet	68
8.1 Kirjallisuus	68
8.2 WWW-sivut.....	76
9. Liitteet.....	77
Liite 1.....	77
Liite 2.....	79
Liite 3.....	81
Liite 4.....	82
Liite 5.....	83
Liite 6.....	84
Liite 7.....	85

1. JOHDANTO

1.1 Aapasuot ja niiden kasvillisuus

Soita on muodostunut erityisesti boreaalisen havumetsävyöhykkeen keski- ja pohjoisosiin, missä haihtuminen on vähäistä ja maa tasaista. Suomen pinta-alasta on alun perin kolmannes ollut suota, mutta ojituksen, maatalouden, turvetuotannon ja vesivoimaloiden takia vain kolmannes näistä soista on säilynyt luonnontilaisena (Wahlström ym. 1991).

Suomen suokasvillisuusvyöhykkeet voidaan jakaa keidassoihin, aapasoihin ja palsasoihin. Keidassuot ovat keskeltä korkeampia ombrotrofisia soita, joiden keskiosat saavat kaiken vetensä ja ravinteensa sadevedestä. Keidassuot ovat Etelä-Suomen ja Pohjanmaan rannikon yleisimpiä soita. Palsasoita on aivan pohjoisimmassa Suomessa, missä kylmä ilmasto on synnyttänyt ikiroutaisia turvekumpuja, eli palsoja, joita ympäröivät aapasuot (Ruuhijärvi 1983).

Aapasoita on muodostunut Suomen keski- ja pohjoisosiin. Ne ovat pääasiallisesti minerotrofisia eli ravinteikkaita soita, jotka saavat vetensä ympäröivältä kivennäismaalta. Suon puuttomassa keskiosassa vuorottelevat märät rimmet ja kuivat jänteet (Ruuhijärvi 1983). Aapasoita esiintyy erityisesti pohjoisella pallonpuoliskolla Fennoskandian merellisillä reuna-alueilla, mutta myös Ural-vuorilla, Alaskassa ja Kanadassa (Ruuhijärvi 1983, Botch & Masing 1983). Eteläisellä pallonpuoliskolla aapasoita on sen sijaan vähän, mikä saattaa johtua vähäisestä maapinta-alasta alueilla, joiden ilmasto mahdollistaisi aapasoiden muodostumisen (Gore 1983). Aapasoita on kehittynyt Australiaan, Uuteen-Seelantiin, Afrikkaan sekä Falklandinsaarille (Mark ym. 1995).

Rimpien ja jänteiden muodostumisesta on esitetty erilaisia näkemyksiä, mutta varmuutta rakenteen synnystä ei ole (Seppä 2002). Seppälä ja Koutaniemi (1985) jakoivat teorian kolmeen ryhmään: 1) biologinen teoria 2) routa- ja jääteoria sekä 3) painovoimateoria. Biologisen selityksen mukaan mätästävät lajit kuten tupasvilla (*Eriophorum vaginatum*) ja tupasluikka (*Trichophorum cespitosum*) luovat rimpiin jänteiden esiasteen. Kun lisää maa-ainesta kertyy

esiasteen päälle, syntyy rahkasammalille (*Sphagnum* spp.) otolliset elinolosuhteet ja jänne alkaa muodostua (Seppälä ja Koutaniemi 1985 Aueriin (1920) ja Ruuhijärveen (1960) perustuen). Jään laajeneminen ja roudan esiintyminen voivat muodostaa jäniteitä (Koutaniemi 1999) tai sitten jäniteet ja rimmet muodostuvat topografian (ja painovoiman) perusteella. On kuitenkin mahdollista, että rimmet ja jäniteet ovat syntyneet monen tekijän vaikutuksesta (Seppä 2002).

Aapasuon märkien rimprien ja kuivien jäniteiden muodostumiseen vaikuttavat lumen sulaveden määrä sekä suon kaltevuus. Aapasuot ovat useimmiten kaltevia. Mitä kaltevampi suo sitä vähemmän ja pienempiä rimpriä muodostuu. Erittäin jyrkästi laskeutuvista aapasoista voivat rimmet puuttua kokonaan tai sitten niitä muodostuu vain kohtiin, missä veden virtaus on runsasta. Lähes tasaisella aapasuolla muodostuu rimpriä myös niukalla veden virtauksella (Sjörs 1990). Veden valuessa kaltevaa suopintaa pitkin syntyy laskeutuvia portaita, joiden reunoista muodostuu jäniteitä poikittain veden virtaamissuuntaan nähden. Myöhemmin suonpinnan korkeus laskee jäniteiden kohdalla ja turpeen kertyminen sekä routa tekevät jäniteistä vettä pidättäviä esteitä (Ruuhijärvi 1983). Rimprien ja jäniteiden välistä eroa ylläpitää turpeen vaihteleva kerrostuminen (Sjörs 1990; Ruuhijärvi 1983). Turvekerroksen kasvaessa vähenee kasveille tarjolla olevien ravinteiden määrä ja suo muuttuu karummaksi. Monet ravinteikkaat aapasuot muuttuisivat lopulta karummiksi keidassoiksi, elleivät kevättulvat ylläpitäisi rimpriä ja jäniteitä (Keränen ym. 2001).

Pituussunnassa kaltevat aapasuot ovat usein myös kallellaan suon keskustaa kohti. Vesi kerääntyy suon keskelle muodostaen laajoja ja syviä rimpriä, joita kapeat jäniteet reunustavat. Mitä kauemmas keskustasta siirrytään sitä pienemmiksi rimmet muuttuvat ja sitä tiheämpi jänneverkostosta tulee. Aapasoiden reunoilla vedenvirtaus heikkenee ja turvekerros pienenee. Reunoille kehittyy vaihettumisvyöhyke, joka koostuu usein lettomaisesta koivikosta tai enemmän tai vähemmän ravinteikkaasta rämeestä (Ruuhijärvi 1983). Aapasoiden reunat ovat kuitenkin keskiosia karumpia, kun ravinteikas vesi kerääntyy valuma-alueilta suon matalaa keskusta kohti. Tämä näkyy aapasuon reunojen kasvillisuudessa, joka koostuu karummissa olosuhteissa viihtyvistä lajeista kuten monista rahkasammalista (Tahvanainen 2011).

Suokasvit ovat sopeutuneet kosteisiin, vähähappisiin ja karuihin ympäristöihin (Rydin & Jeglum 2006). Soiden kasvillisuus koostuu pääasiassa rahkasammalista, saroista (*Carex* spp.), varvuista, ruohoista ja ruskosammalista. Putkilokasvien ja sammalien välillä on suuria funktionaalisia eroja. Rahkasammalet pystyvät yhteyttämään kasvukauden ulkopuolella, kunhan ympäristö pysyy sulana ja tarpeeksi kosteana. Putkilokasvien yhteyttäminen taas rajoittuu kesäkuukausiin ja pitkien juuriensa avulla ne selviytyvät kuivissakin olosuhteissa. Putkilokasvien ravinteidenotto on keskittynyt juuriin ja yhteyttäminen versoihin, kun taas sammalilla kaikki kasvinosat osallistuvat ravinteidenottoon ja yhteyttämiseen (Enroth ym. 2011).

Aapasoiden kasvillisuuteen ja rakenteeseen vaikuttavat ilmasto, topografia, hydrologia ja maaperä (Ruuhijärvi 1983). Rimpien reunoilla kasvaa usein yhtenäisiä ja tiiviitä rahkasammalkasvustoja. Tätä ympäristöä kutsutaan välipinnaksi ja siellä elävät sellaiset lajit, jotka eivät pärjää vetisimmillä paikoilla. Rimmissä kasvaa monia vettä sietäviä saroja, kuten muta- (*Carex limosa*) ja pullosaraa (*Carex rostrata*). Tavallisia sammalia ovat aapa- (*Sphagnum lindbergii*) ja varjorahkasammal (*Sphagnum majus*) sekä sirppi- (*Warnstorfia* spp.) ja kuirisammalet (*Straminergon* spp.) (Keränen ym. 2001).

Ruuhijärvi (1983) jakaa aapasuot ilmaston perusteella kolmeen ryhmään: eteläiseen Pohjanmaa-tyyppiin, Peräpohjola-tyyppiin sekä pohjoiseen Metsälappi-tyyppiin. Tässä työssä tutkittava aapasuo sijaitsee Sodankylässä ja se kuuluu Peräpohjola-tyypin aapasoihin. Näillä aapasoilla on laajoja ja yhtenäisiä rimpiä, joita halkovat ruskorahkasammalta (*Sphagnum fuscum*) kasvavat korkeat jänteet oligo-mesotrofisilla soilla ja matalat välipinnat meso-eutrofisilla soilla. Peräpohjola-tyypin soilla routa muovaa ruskorahkasammaljänteistä korkeita harjuja, jotka jarruttavat veden virtausta. Rimmillä voi kasvaa hetesirppisammalta (*Warnstorfia exannulata*) tai lierosammalia (*Scorpidium* spp.), mutta ne voivat olla sammalettomiakin ja turvetta voi peittää leväkerros (Ruuhijärvi 1983).

1.2 Ympäristötekijöiden vaikutus soiden kasvillisuuteen

Kasvit tuottavat biomassaa käyttämällä auringonvaloa energianlähteenä ja sitomalla hiiltä hiilidioksidista orgaanisiin yhdisteisiin. Soiden fotosynteesiin vaikuttavat hiilidioksidin, valon, veden ja fotosynteettisesti aktiivisen lehtialan määrä sekä lämpötila ja ravinteiden saatavuus (Chapin ym. 2011).

Kasvien suhde suoveden korkeuteen kertoo niiden kyvystä elää hapettomissa olosuhteissa. Suoveden pintatason alapuolella on yleensä lähes hapeton pohjakerros ja yläpuolella hapekas pintakerros. Kun pintataso on > 20 cm syvyydellä, puhutaan mätäspinnasta, johon jänteet lukeutuvat. Välipinnoilla veden taso on 5-20 cm syvyydessä ja rimpipinnoilla < 5 cm syvyydessä tai jopa suopinnan yläpuolella (Eurola 1999). Eurola ym. 1995 arvioivat, että Suomen mätäspinnoilla kasvaa n. 120 kasvilajia, välipinnoilla n. 290 ja rimpipinnoilla n. 190 lajia. Välipintojen suuri lajimäärä perustuu siihen, että osa mätäs- ja rimpipintojen lajistosta kasvaa myös täällä. Ravinnonsaannin suhteen rimpipinta on paras ja mätäspinta heikoin kasvualusta, mutta molemmilla suotyypeillä kausittaiset vedenpinnanvaihtelut ovat suuria ja aiheuttavat kasveille stressiä. Tämä näkyy rimpien ja mättäiden alhaisissa lajimäärissä (Eurola 1999).

Lämpötila vaikuttaa vahvasti kasvien fotosynteesiin ja respiraation ja siten myös fenologisiin ilmiöihin, eli kasvien kehitykseen (Chapin ym. 2011). Termisellä kasvukaudella tarkoitetaan ajanjaksoa, jolloin lumi on sulanut aukeilta paikoilta ja vuorokauden keskilämpötila on pysyvästi yli +5 astetta. Kasvukauden pituus kuvaa ekosysteemien yhteyttämispotentiaalia (Tuomenvirta & Drebs 2006). Napapiirin korkeudella kasvukausi on lyhyt pitkän, pimeän ja kylmän talven takia. Keväisin myös lumi, kylmyys ja routa estävät kasveja yhteyttämästä (Aurela ym. 2004). Sodankylässä kasvukausi on keskimäärin noin 140 vuorokautta, mutta se on pidentynyt viimeisen sadan vuoden aikana 8 vuorokaudella keväällä ja 9 vuorokaudella syksyllä (Tuomenvirta & Drebs 2006). Keskimäärin pohjoisilla leveysasteilla kevät on aikaistunut 6,9–15,6 päivällä viimeisen kolmenkymmenen vuoden aikana (Rosenzweig ym. 2007). Fenologiset muutokset ovat hyviä indikaattoreita ilmastomuutoksen vaikutuksesta kasvien ekologiaan (Rosenzweig ym. 2007).

Aapasoiden kasvilajisto saattaa muuttua ilmaston lämmetessä. Aapasuot ja Suomessa etelämpänä esiintyvät keidassuot eroavat hydrologisesti toisistaan. Aapasoilla veden valuma on suurempi kuin keidassoilla ja se keskittyy myöhempään kevääseen (Sallantaus 2006). Emäksinen vesi sekä runsas valuma nostavat aapasoiden pH:n 5-7:ään (Tahvanainen ym. 2006). Ilmastonmuutoksen ennustetaan lisäävän talvisadannan kasvua, kesäaikaisen haihtumisen lisääntymistä, kevättulvien aikaistumista ja tulvien valumien vähenemistä (Silander ym. 2006). Nämä muutokset voivat muuttaa ravinteikkaat aapasuot vähäravinteisiksi keidassoiksi (Tahvanainen 2006). Tahvanainen (2006) seurasi erään Itä-Suomessa sijaitsevan aapasuon kasvillisuuden muutoksia vertaamalla ilmakuvia 68 vuoden ajalta ja tekemällä kasvillisuuskartoituksia. Suon hydrologiaa oli ihmisen toimesta muutettu mm. ojituksin samankaltaisesti kuin mitä ilmastonmuutoksen ennustetaan aiheuttavan. Suo kuivui ja kasvillisuus muuttui saravaltaisesta rahkasammalvaltaiseen noin 30 vuodessa. Rimprien vedenkorkeus laski, mikä sai männyt leviämään niille. Suon pH laski karujen soiden tasolle (3-4). Soiden karuuntuminen johtaa monen minerotrofiseen elinympäristöön sopeutuneen kasvin häviämiseen. Samalla se kuitenkin edistää rahkasammaleen kasvua ja turpeen muodostumista, eli suo voi muuttua tärkeäksi hiilinieluksi (Tahvanainen 2006).

1.3 Aapasuon funktionaaliset ryhmät

Kasvillisuus vaikuttaa niin maailmanlaajuiseen ilmastoon kuin yksittäisten ekosysteemienkin toimintaan (Bonan ym. 1992; Shaver ym. 1992). Kasvit vaikuttavat veden- ja energianvaihtoon, tuotantoon, resurssien saatavuuteen sekä ravinteiden ottoon ja kiertokulkuun. Jotta näitä vaikutuksia voitaisiin tutkia, on kasvit jaoteltu funktionaalisiin ryhmiin ekologiansa mukaan, vaikka kaikki lajit (ja jopa yksilöt) eroavat ekologisesti toisistaan. Funktionaalisesti samankaltaiset lajit vaikuttavat ja reagoivat ekosysteemien prosesseihin samankaltaisesti ja ne muistuttavat ulkonäöltään usein toisiaan (Chapin ym. 1996). Osa tämän tutkimuksen kasvilajeista on jaettu funktionaalisiin ryhmiin

Chapin ym. (1996) ryhmittelyn mukaan ja osa on ryhmitelty lajilleen. Chapin ym. ryhmittelyä käytetään yleisesti arktista ekologiaa käsittelevissä tutkimuksissa. He totesivat kyseisten funktionaalisten ryhmien vaikuttavan moneen ekologiseen prosessiin (tuotanto, ravinteiden kierto, transpiraatio) samankaltaisesti ja selittävän ympäristön vaikutusta ryhmään sekä ryhmän vaikutusta ympäristöön. Myös myöhemmät tutkimukset ovat osoittaneet funktionaalisten ryhmien toimivuuden ja tarpeellisuuden kasvien monimuotoisuutta ja toimintoa käsittelevissä tutkimuksissa (Wullschleger ym. 2014).

Puut kasvavat osittain lumen yläpuolella ja niiden juuret ulottuvat usein muita kasviryhmiiä syvemmälle. Suuren kokonsa ansiosta puut sitovat enemmän hiiltä ja haihduttavat enemmän vettä muihin kasviryhmiiin verrattuna (Bonan ym. 1992). Aapasoilla puita kasvaa jänteillä, missä on tarpeeksi kuivaa. Yleisiä puulajeja ovat hieskoivu (*Betula pubescens*) ja mänty (*Pinus sylvestris*), mutta kuusiakin (*Picea abies*) esiintyy paikoitellen (Maunu & Virtanen 2005).

Kesävihannat varvut varistavat lehtensä talveksi. Kesävihannat varvut pystyvät yhteyttämään lyhyemmän aikaa kuin ainavihannat varvut ja ne tarvitsevat myös enemmän ravinteita lehtien nopean kiertokulun takia (Chapin 1996). Kesävihantien varpujen maksimihiilensidonta on ainavihantia suurempi, mutta saroja pienempi. Kesävihannat varvut eivät käytä yhtä paljon energiaa lehtien kestävyYTEEN kuin ainavihannat ja ne menettävät ravinteita lehtien varistessa (Bubier ym. 2003b). Aapasuolla esiintyviä kesävihantia varpuja ovat esimerkiksi vaivaiskoivu (*Betula nana*), juolukka (*Vaccinium uliginosum*) ja mustikka (*Vaccinium myrtillus*).

Ainavihannat varvut pärjäävät kesävihantia paremmin kuivalla ja ravintoniukalla maaperällä (Shaver & Chapin 1991). Lehtien tuottamiseen ja ylläpitämiseen kuluu paljon energiaa suhteessa yhteyttämiskapasiteettiin, mutta varvut säästävät ravinteita ylläpitämällä samoja lehtiä useita vuosia (Chapin ym. 2002). Ainavihannat varvut voivat yhteyttää jopa lumipeitteen alla, mutta kunnolla vasta, kun lumipeite sulaa ja lämpötila ja valo lisääntyvät (Lundell 2011). Ainavihantien varpujen kasvukausi on pitkä ja ne pystyvät sitomaan tasaisesti hiiltä kuivinakin vuosina (Bubier ym. 2003a). Varpuvaltaiset suotyypit

sitovat hiiltä vähän muihin suotyypppeihin verrattuna, koska varpujen respiraatio on yhteyttämiseen verrattuna kohtalaisen suuri (Bubier ym. 1999). Esimerkkejä aapasuolla kasvavista ainavihannista varvuista ovat suokukka (*Andromeda polifolia*), isokarpalo (*Vaccinium oxycoccos*), pikkukarpalo (*Vaccinium microcarpum*) ja variksenmarja (*Empetrum nigrum*).

Sarat kuuluvat sarakasvien (Cyperaceae) heimoon ja muodostavat merkittävän osan aapasoiden turpeesta (Tahvanainen 2006). Ne aloittavat lehtien tuotannon kasvukauden alussa ja jatkavat sitä kasvukauden loppuun asti (Bernard 1976). Sarat eivät laita yhtä paljon energiaa lehtien tuotantoon kuin ainavihannat varvut ja osa lehdistä lakastuu kesän aikana. Sarat pystyvät toisaalta hyödyntämään kuolleista lehdistä vapautuneet ravinteet (Bernard ym. 1988; Rydin & Jeglum 2006). Monet sarat kasvattavat lehdet valmiiksi seuraavaa kevättä varten, jotta ne pystyvät hyödyntämään koko tulevan kasvukauden (Bernard ym. 1988).

Sarakasveihin kuuluvat **suovillat** (*Eriophorum* spp.) aloittavan sarojen tapaan lehtien kasvattamisen jo edellisen kasvukauden aikana, jolloin ne pystyvät aloittamaan yhteyttämisen heti lumien sulettua. Ne kasvattavat uusi lehtiä koko kasvukauden ajan, koska nuoret lehdet yhteyttävät tehokkaammin kuin vanhat (Defoliart ym. 1988).

Ruohokasveihin luetaan ruohovartiset kasvit, jotka eivät ole sara- (Cyperaceae), heinä- (Poaceae) tai viihviläkasveja (Juncaceae). Ne kasvattavat lehtensä kasvukauden alussa ja lakastavat maanpäällisen versionsa kasvukauden lopussa. Aapasuolla kasvavia yleisiä ruohokasveja ovat raate (*Menyanthes trifoliata*), kurjenjalka (*Potentilla palustris*), kortteet (*Equisetum* spp.), kihokit (*Drosera* spp.) ja ravinteisilla paikoilla viihtyvä siniyökönlehti (*Pinguicula vulgaris*).

Chapin ym. 1996 jakoivat sammalet kahteen ryhmään: **rahkasammaliin** ja **muihin sammaliin**. Rahkasammalet ovat eniten turvetta muodostava sammalryhmä aapasoilla, sillä ne hajoavat hitaasti ja sitovat vettä itseensä (Gorham 1991). Suon hiilenisidontaa tutkittaessa on siten järkevää tarkastella rahkasammalia erillään muista sammalista (Chapin ym. 1996). Tässä tutkimuksessa muista sammalista on eroteltu **ruskosammalet** ja **sirppisammalet** (*Scorpidium* spp.) omiksi ryhmikseen, koska sirppisammalet ovat yleinen sammalryhmä pohjoisilla aapasoilla (Posio 2009) ja ne on yleensä

helppo erottaa ruskosammalista, jotka ovat ravinteikkailla soilla kasvavia lehtisammalia.

1.4 Soiden hiilenvaihto

Pohjoisten turvemaiden on arvioitu varastoivan jopa kolmanneksen maaperän hiilestä (Gorham 1991). Tämä kolmannes vastaa määrältään jopa reilua puolta ilmakehän hiilidioksidista, minkä takia suot ovat tärkeässä asemassa kokonaishiilenkierrossa (Rydin & Jeglum 2006). Valtaosa hiilestä on varastoitunut viime jääkauden jälkeen ilmaston lämmitessä noin 11 500 vuotta sitten (Turunen ym. 2002). Kylmässä ja märässä hiilenvapautus väheni, mikä on varastoinut hiiltä soihin keskimäärin 10-30 g C m⁻² vuosittain koko Holoseeni-kauden ajan (Turunen 2003).

Hiilidioksidin vaihto suon ja ilmakehän välillä perustuu kahteen erisuuntaiseen ja usein yhtäaikaiseen prosessiin. Kasvien yhteyttäminen sitoo hiilidioksidia ilmakehästä, kun taas kasvien hengitys (autotrofinen hengitys, R_a) ja turpeen ja muun kuolleen orgaanisen aineksen hajoaminen mikrobitoiminnan seurauksena (heterotrofinen respiraatio, R_h) vapauttavat hiilidioksidia ilmakehään (Alm ym. 1997). Suolla pääasiallisia yhteyttäjiä ovat putkilokasvit ja sammalet (Chapin ym. 2011).

Kasvit vapauttavat osan sitomastaan hiilidioksidista kasvihengityksessä (R_a), mutta loppu sitoutuu kasvin biomassaansa (Jeffrey ym. 2001). Kasvien sitomaa hiilimäärää kutsutaan kasvin perustuotannoksi tai bruttoprimäärituotannoksi (gross primary production, GPP). Kasvin nettoperustuotanto (net primary production, NPP) saadaan vähentämällä bruttotuotannosta kasvihengitys, eli

$$NPP = GPP - R_a.$$

Märässä ympäristössä, kuten suolla, hajotustoiminta on hidasta hapen puutteen takia, mikä johtaa turpeen, eli osittaisesti hajonneiden suokasvien, muodostumiseen ja kerrostumiseen. Rahkasammalet muodostavat verrattain

suuren osan turpeesta, koska harvat selkärangattomat pystyvät käyttämään niitä ravintonaan (Rydin & Jeglum 2006).

Ilmaston lämmetessä suot voivat kuitenkin muuttua hiilen nieluista hiilen lähteiksi (Oechel ym. 1993; Welker 2000). Lämpötilan nousu nopeuttaa biokemiallisia reaktioita, mikä johtaa respiraation eksponentiaaliseen kasvuun (Chapin ym. 2011). Lämpötilannousu saattaa myös laskea suoveden pintaa (Wigley 1991), mikä vauhdittaa maaperän orgaanisen aineksen hajoamista ja hiilen vapautumista (Gorham 1991). Kun hiiltä vapautuu enemmän kuin fotosynteesissä sitoutuu, on suo muuttunut hiilen nielusta hiilen lähteeksi. Useimmat suot toimivat kuitenkin toistaiseksi hiilen nieluina (Harazono ym. 2003; Aurela ym. 2004) ja on mahdollista, että ilmaston lämpeneminen jopa lisääisi hiilensidontaa, sillä korkeampi lämpötila voi tehostaa kasvillisuuden yhteyttämistä ja pidentää kasvukautta (Shaver ym. 1998; Aurela ym. 2004).

Riutta ym. (2007) tutkivat eri kasviryhmien merkitystä suon hiilenvaihdolle oligotrofisella suolla Siikanevalla. Suon hiilenvaihto erosi merkittävästi eri kasviryhmien välillä. Esimerkiksi kasviyhteisöissä, joiden valtalaji oli jouhisara (*Carex lasiocarpa*) mitattiin suurin lehtialaindeksi ja ne sitoivat eniten hiilidioksidia. Lehtialaindeksillä (*Leaf area index, LAI*) tarkoitetaan lehtien kokonaispinta-alaa verrattuna maapinta-alaan. Suolla mätät rimmet sitoivat puolestaan vähiten hiiltä (Waddington & Roulet 2000; Laine ym. 2006; Strack ym. 2006). Riutan ym. (2007) tutkimuksessa kaikki kasviyhteisöt olivat kasvukauden aikana hiilinieluja.

1.5 Tutkimuksen tarkoitus

Tässä työssä tutkin aapasuon kasviyhteisöjen lajistoa suon eri osissa sekä seuraan kasvien kehitystä eli fenologiaa kesän yli. Kasvien kehitystä mitaan peittävyys- ja korkeuskartoituksilla sekä lehtialaindeksi- ja biomassamittauksilla. Lisäksi selvitän kuinka kasvillisuus, vedentaso ja maaperä selittävät hiilidioksidivaihtoa suon ja ilmakehän välillä.

Aapasoiden fenologiaa ja funktionaalisten ryhmien biomassaa sekä lehtialaindeksiä on tutkittu melko vähän Suomessa (Riutta ym. 2007; Maanavilja 2008). Hiilidioksidin vaihtoa ekosysteemitasolla on sen sijaan tutkittu enemmän, esimerkiksi Kaamasen suolla (Maanavilja 2008, Aurela ym. 1998, 2001, 2002, 2004, 2007) ja Pallaksen Lompolojängkällä (Pearson ym. (hyväksytty julkaistavaksi); Aurela ym. 2009).

Tutkimuksen hypoteesit ovat:

- Aapasuon kasvillisuustyyppien välillä on eroja hiilen kierron kannalta merkityksellisissä kasvillisuuden ominaisuuksissa, kuten biomassassa ja lehtipinta-alassa, ja nämä ominaisuudet myös muuttuvat kasvukauden aikana.
- Kasvillisuustyyppien välillä on eroa hiilensidonnassa: saravaltaiset alueet sekä kasviyhteisöt suon kuivilla jänteillä sitovat enemmän hiilidioksidia kuin märkien rimprien kasviyhteisöt.
- Kasvunopeus on suurimmillaan kesäkuussa, mutta eri kasviryhmien maksimibiomassa saavutetaan keskimäärin heinäkuun puolivälissä. Hiilensidonnan odotetaan kasvavan lehtialaindeksin kanssa saavuttaen korkeimman arvonsa heinäkuun puolivälissä. Lehtialaindeksi korreloi positiivisesti hiilen sidonnan kanssa.
- Lämpötilan kasvu lisää suon hiilensidontaa, mutta myös respiraatiota. Kuivuus lisää suon respiraatiota, kun hapen saatavuus paranee suon alemmilla kerroksilla ja hajottajamikrobien olosuhteet paranevat.

Pro gradu -tutkielma vastaa seuraaviin kysymyksiin:

- Mitä lajeja aapasuolla kasvaa ja mitkä ovat funktionaalisten ryhmien peittävyudet?
- Miten kasvillisuuden kasvu, biomassa ja lehtipinta-ala muuttuvat kesän aikana?
- Ovatko nämä fenologiset muutokset erilaisia eri kasviryhmissä ja kasvillisuustyypeissä?
- Miten lajien kokoonpano ja fenologia vaikuttavat aapasuon hiilidioksidin sidontaan ja vapautumiseen?

- Selittävätkö turpeen ominaisuudet ja turpeessa elävien mikrobien aktiivisuus hiilidioksidin sitoutumista ja vapautumista?

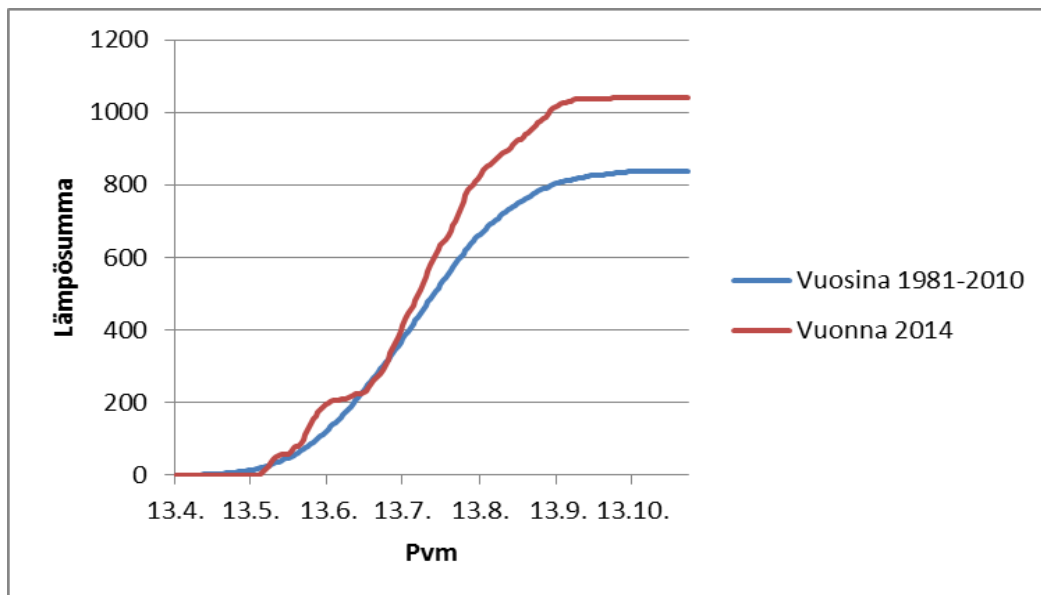
Ilmastomuutoksen ennustetaan nostavan keskilämpötiloja erityisesti pohjoisen pallonpuoliskon boreaalisella ja subarktisella vyöhykkeellä, jossa suurin osa soista sijaitsee (Solomon ym. 2007). Paitsi ilmastomuutos, soita uhkaavat myös muun muassa turvetuotanto ja ojitus. Suot ovat merkittäviä hiilen sitojia, niissä elää monimuotoinen eliöyhteisö, niillä on suuri merkitys hydrologisessa ja kierrossa ja ne tarjoavat ekosysteemipalveluja, kuten hillasatoa ja pohjavettä (Gorham 1991; Bonn ym. 2008). Siksi on tärkeätä tutkia, kuinka ilmastomuutos vaikuttaa soiden kasvillisuuteen ja kaasunvaihtoon. Tämä tutkimus tuo tietoa pohjoisen aapasuon tilasta kesällä 2014 ja toimii siksi referenssinä ja vertailukohteena myöhemmille tutkimuksille. Tätä aineistoa tullaan myöhemmin hyödyntämään suon kasvillisuuspeitteen luokittelussa satelliitti- ja ilmakuvilta suon kokonaishiilitaseen laskemiseksi kammio- ja tornimittauksiin perustuen. Keräämällä tietoa suolla tapahtuvista muutoksista eri vuosina voidaan myös tutkia suolla tapahtuvia pitkän aikavälin muutoksia.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Tutkimusalue

Työssä tutkittiin yhtä aapasuota, Halssiaapaa, joka sijaitsee Lapin ilmatieteellisen tutkimuskeskuksen lähellä, noin 7 km Sodankylän keskustasta etelään (67°22'N, 26°38'E, 180 m merenpinnan yläpuolella). Halssiaavalla vallitsevat puuttomat rimmet, joiden välissä on kapeita jänteitä. Halssiaavan suotyypit voidaan jakaa lettoon ja rimpinevaan, jotka molemmat sisältävät jänteitä, välipintoja ja rimpiä. Suon reunoilla kasvillisuus muuttuu rämeeksi. Tutkimusalue kattaa sekä rimpinevan että koivuleton rimmet, välipinnat ja jänteet. Halssiaavan turpeen syvyyttä ei ole tarkemmin tutkittu, mutta turvekerros on mittausalueella useita metrejä.

Sodankylän keskilämpötila vuosina 1981-2010 oli -0,4 astetta ja sademäärä 527 mm (Pirinen ym. 2012). Terminen kasvukausi alkaa Sodankylässä keskimäärin 17.-22.5. ja päättyy 22.-29.9. (Terminen kasvukausi, Ilmatieteen laitos). Tutkimus tehtiin vuonna 2014, jolloin kasvukausi vastasi pääosin keskimääräistä kasvukautta alkaen 17.-22.5. ja päättyen 17.-22.9. (Kasvukausi 2014, Ilmatieteen laitos). Kesäkuukausien keskilämpötila Sodankylässä vuosina 1981-2010 oli 15,9 astetta (Pirinen ym. 2012). Kesän 2014 keskimääräinen lämpötila oli 14,3 astetta, eli hieman keskimääräistä kylmempi. Tehoisa lämpösumma oli Sodankylässä kuitenkin suurempi vuonna 2014 (1040 °Cvrk) verrattuna vuosiin 1981-2010 (838 °Cvrk) (kuva 1). Tehoisa lämpösumma on vuorokausien keskilämpötilojen summa, jossa keskilämpötiloista huomioidaan viiden asteen ylittävä osa. Tehoisaa lämpösummaa käytetään yleisesti kasvien kehityksen arvioimisessa ja ennustamisessa, koska kasvit vaativat tietyn määrän lämpöä eri kasvuvaiheiden saavuttamiseksi (Miller ym. 2001).



Kuva 1. Tehoisa lämpösumma Sodankylässä vuosina 1981-2010 ja vuonna 2014. Tehoisa lämpösumma on vuorokausien keskilämpötilojen summa, jossa keskilämpötiloista huomioidaan viiden asteen ylittävä osa.

2.2 Suotyypit

Halssiaavan suotyypit on luokiteltu Laine ym. (2012) suotyyppiluokitusten mukaan. Halssiaapa on avosuo, jota luonnehtii välipintakasvillisuus, jonka kenttäkerroksessa kasvaa yleisesti saroja ja saramaisia kasveja sekä varvuista suokukkaa ja isokarpaloa. Halssiaapa jaettiin taulukon 1 mukaisiin suotyyppisiin vedenpinnan- ja ravinteisuustason perusteella.

Taulukko 1. Tutkimusalue jaettiin yhdeksään suotyyppiin vedenpinnan ja ravinteisuustason perusteella.

			<i>Kosteus lisääntyy</i>
<i>Ravinteisuus heikenee</i>	<u>Lettojänne</u>	Lettovälipinta	Lettorimpi
	<u>Mesotrofinen jänne</u>	Mesotrofinen välipinta	<u>Mesotrofinen rimpi</u>
	Oligotrofinen jänne	<u>Oligotrofinen välipinta</u>	<u>Oligotrofinen rimpi</u>

Suotyyppien ravinteisuustason määrittämisessä käytettiin apuna kasvilajiryhmien esiintyvyyttä sekä valuma-alueen rajoja. Ravinteisuustasoa kuvaavia kasviryhmiä ovat ruskosammaleisuus (lettoisuus), ruohoisuus (mesotrofia), saraisuus (oligotrofia), lyhytkortisuus (oligotrofia) ja rahkaisuus (ombrotrofia) (Laine ym. 2012). Suurin osa tutkittavasta suoalueesta sijaitsee valuma-alueella, jolla on koivulettojänteitä ja mesotrofista kasvillisuutta. Osa tutkimusalueesta sijaitsee myös valuma-alueen ulkopuolella, missä kasvillisuus on niukkaravinteista (oligotrofista).

Lettorimmet ovat märkiä suotyyppisiä, joissa vesi saattaa viipyä yli kasvukauden (kuva 2). Kenttäkerros koostuu saroista ja saramaisista kasveista, kuten villapääluikasta (*Trichophorum alpinum*) ja vaaleasarasta (*Carex livida*). Lettorimpien sammallajiston muodostavat etupäässä ruskosammalet, esim. lettosirppisammal (*Scorpidium cossonii*) ja lettoväkäsammal (*Campylium stellatum*) (Laine ym. 2012).



Kuva 2. Lettorimpi. Halssiaapa 14.7.2014.

Lettorimpi vaihtuu **lettovälipintaan**, joka on edellistä suotyyppiä kuivempi ja sisältää osittain lettojänteillä kasvavia lajeja (kuva 3). Kenttäkerroksessa esiintyy runsaasti niin saroja kuin lettoruohojakin, kuten karhunruohoa (*Tofieldia pusilla*)

ja punakkoa (*Bartsia alpina*). Lettovälipinnan sammalkerros on yhtenäinen (Laine ym. 2012).

Lettojänteellä eli koivuletossa kasvaa 3-5 metrisiä hieskoivuja (kuva 3). Lettojänteiden kenttäkerroksessa on runsas sara- ja ruoholajisto, esim. siniyökönlehti, liereäsara (*Carex diandra*) ja lettorikko (*Saxifraga hirculus*). Sammalkerros on runsaslajinen ja yhtenäinen (Laine ym. 2012).



Kuva 3. Hieskoivua kasvavia lettojänteitä eli koivulettoja. Jänteiden välillä suotyyppi vaiheutuu lettovälipintaan. Halssiaapa 28.7.2014.

Mesotrofiset rimmet (kuva 4) ovat upottavia suotyypppejä, joiden kenttäkerros on aukkoinen. Kenttäkerroksessa kasvaa mm. raatetta, vaaleasaraa ja järvikortetta (*Equisetum fluviatile*). Sammalkerroksen tunnusomaiset lajit ovat keräpäärahkasammal (*Sphagnum subsecundum*) sekä lamparerahkasammal (*Sphagnum platyphyllum*) (Laine ym. 2012).



Kuva 4. Mesotrofinen rimpi. Halssiaapa 19.7.2014.

Mesotrofisten välipintojen kenttäkerroksen näkyvimpiä kasveja ovat sarat, joiden seassa kasvaa suotyypille tunnusomaisia ruohoja, kuten raatetta ja kurjenjalkaa ja joskus myös maariankämmeekkää (*Dactylorhiza maculata*). Rahkasammalet, mm. okarahkasammal (*Sphagnum squarrosum*), keräpäärahkasammal ja haprarahkasammal (*Sphagnum riparium*), muodostavat yhtenäisen sammalkerroksen (Laine ym. 2012).

Mesotrofiset välipinnat vaihtuvat **mesotrofisiin jänteisiin** (kuva 5), joilla ei kasva eutrofisia lajeja, kuten lettojänteillä, ja niissä kasvaa vähemmän saroja ja ruohoja. Mesotrofisten jänteiden valtapuuna on hieskoivu, mutta sekapuina myös kuusta ja mäntyä. Kenttäkerroksessa on paitsi ruohoja myös varpuja, kuten suokukkaa ja isokarpaloa. Yhtenäisessä sammalkerroksessa on rahkasammalia, lehväsammalia ja ruskosammalia (Laine ym. 2012).



Kuva 5. Mesotrofista välipintaa ja kapea mesotrofinen jänne, jossa kasvaa hieskoivuja. Halssiaapa 7.7.2014.

Oligotrofinen rimpi on niukkaravinteinen ja vähälajinen suotyyppi, jonka kenttäkerros koostuu leväköstä (*Scheuchzeria palustris*), mutasarasta (*Carex limosa*), juurtosarasta (*Carex chordorrhiza*) ja villoista (kuva 6). Ruohoista tavataan lähinnä raatetta. Osa oligotrofisista rimmistä on rahkasammalvaltaisia ja osa sirppisammalvaltaisia, mutta sammalkerros voi myös olla aukkoinen tai puuttua kokonaan (Laine ym. 2012).

Oligotrofisilla välipinnoilla voi kasvaa runsaasti leväkköä ja sarakasveja, mutta myös varpuja kuten vaivaiskoivua (kuva 7). Ruohojen osuus kenttäkerroksessa on vähäinen ja yhtenäisen sammalkerroksen muodostavat oligotrofiset rahkasammalet, kuten sararahkasammal (*Sphagnum fallax*) (Laine ym. 2012).



Kuva 6. Oligotrofinen rimpi. Kenttäkerroksessa kasvaa mm. aaparuostevillaa, leväkköä ja saroja. Sirppisammalet dominoivat sammalkerrosta. Halssiaapa 29.6.2014.

Oligotrofiset jänteet muistuttavat kasvillisuudeltaan rämeitä. Niiden puusto koostuu hieskoivuista ja männyistä ja kenttäkerroksessa kasvaa rämevarpuja, etenkin vaivaiskoivua. Myös saroja, villoja ja raatetta kasvaa kenttäkerroksessa. Sammalkerroksessa on samoja rahkasammallajeja kuin välipinnoilla (Laine ym. 2012).



Kuva 7. Hieskoivujen ja männyn kohdalla on oligotrofinen jänne, joka etualalla vaihettuu vaivaiskoivuja kasvavaan välipintaan. Halssiaapa 16.7.2014.

2.3 Fenologian seuranta

Funktionaalisten ryhmien sekä suon yleisimpien kasvilajien kasvua seurattiin tehostetusti 16 ruudulla kerran viikossa ajanjaksolla 6.6.-18.8. Ruudut oli sijoitettu pareittain seuraaville suotyypeille: oligotrofinen välipinta, mesotrofinen välipinta, mesotrofinen sammavälipinta (jonka kasvillisuus koostui lähes pelkästään rahkasammalista) oligotrofinen rimpi, mesotrofinen rimpi, lettorimpi, mesotrofinen jänne ja koivulehto. Jokaisella suotyypillä oli siis kaksi ruutua. Tehoseurantaruuduilta arvioitiin kasvien absoluuttisen peittävyuden lisäksi korkeus (lukuun ottamatta sammalia ja karpaloa). Seurannassa oli sekä yksittäisiä lajeja että funktionaalisia ryhmiä (taulukko 2).

Taulukko 2. Tutkimuksessa seuratut lajit ja funktionaaliset ryhmät.

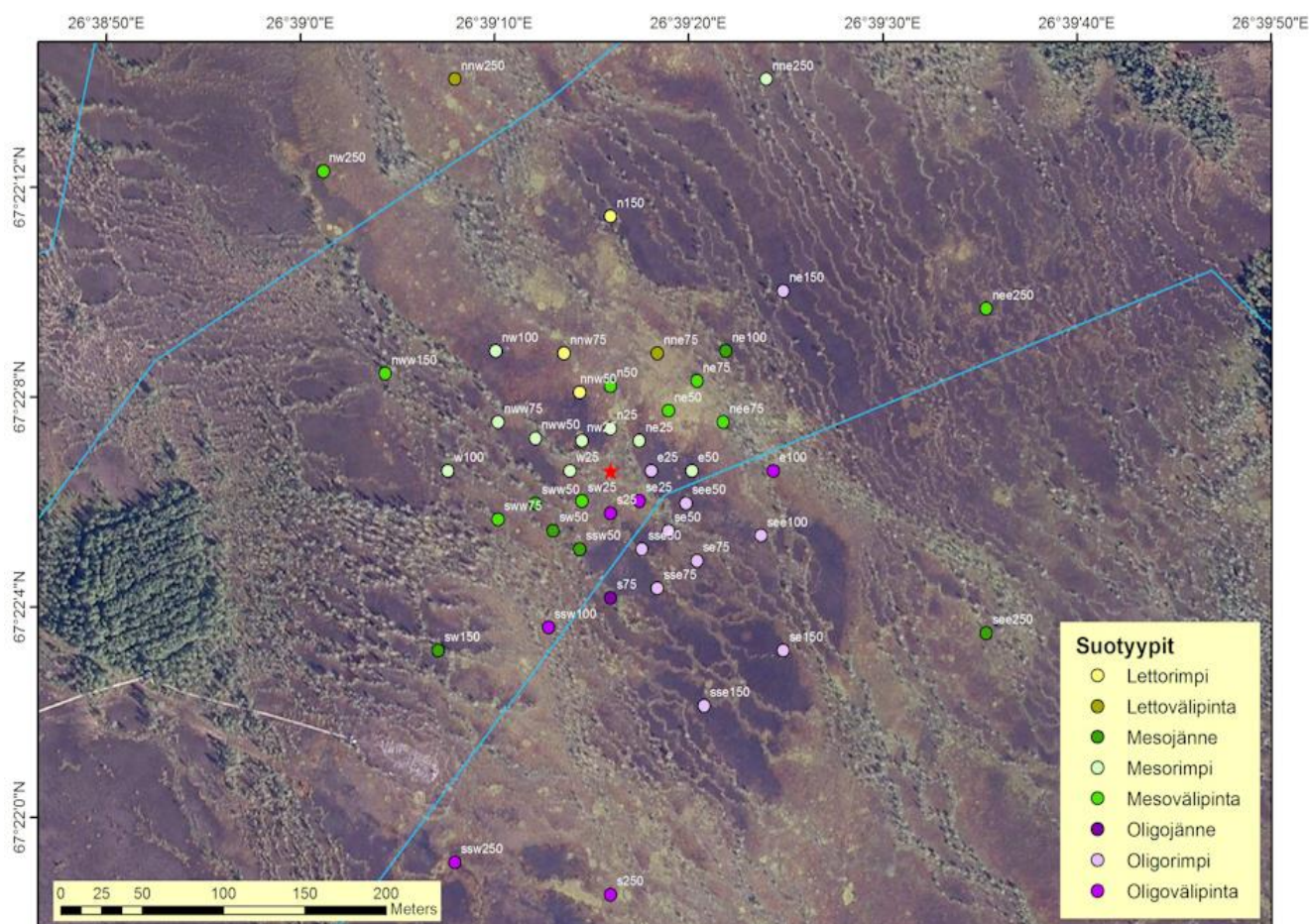
Rahkasammalet	Suokukka
Sirppisammalet	Karpalo
Ruskosammalet	Kihokki
Sarakasvit ja leväkkö	Raate
Vaivaiskoivu	Kurjenjalka

Koska aapasuolla ei kasvanut kovin montaa eri lajia, päätettiin vaivaiskoivu, suokukka, (iso)karpalo, (pyöreälehti)kihokki, raate ja kurjenjalka pitää omina ryhminään, jotta lajikohtaiset erot tulisivat paremmin esille. Sammalet jaettiin kolmeen ryhmään: rahkasammalet, sirppisammalet ja ruskosammalet, eli ravinteisten paikkojen sammalet.

Kasvukauden alussa asennettiin jokaisen ruutuparin yhteyteen pohjavesiputki, jolla mitattiin vedenpinnan tasoa kasvukauden aikana. Reilun metrin mittainen muoviputki asennettiin tukevasti turpeeseen ja putkeen merkittiin tussilla turpeen yläpinnan taso. Muutoksia pohjaveden syvyydessä verrattiin aina turpeen yläpinnan tasoon.

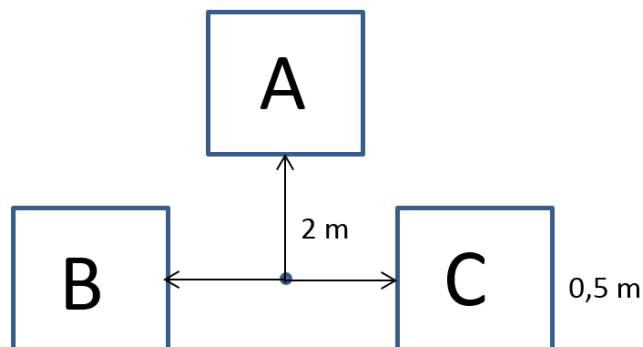
Tehoseurantaruutujen lisäksi maastoon merkittiin kesäkuun alussa 45 paikka, joista jokaisessa oli kolme 0,5 m x 0,5 m ruutua (A, B ja C). Kaiken kaikkiaan ruutuja oli siis 135. Kolmen ruudun avulla saatiin selvitettyä kasvillisuuden

pienipiirteistä vaihtelua. Paikat sijoitettiin tähtimäiseen kuvioon hiilenvirtoja mittaavan maston ympärille kahdeksaan ilmansuuntaan 25 tai 50 m, 75 m, 100 m, 150 m ja 250 m etäisyydelle mastosta (kuva 8). Kaikkia etäisyyksiä ei käytetty vaan niistä valittiin mahdollisimman kattava otos erilaisista suotyypeistä (taulukko 3).



Taulukko 3. Tutkimuksessa mukana olleet suotyyppit, suotyyppin lukumäärä ja osuus kaikista paikoista (yht. 45). Yhdessä paikassa oli aina kolme kartoitusruutua.

Suotyyppi	N	%
Lettorimpi	3	6.7
Lettovälipinta	1	2.2
Mesotrofinen jänne	6	13.3
Mesotrofinen rimpi	10	22.2
Mesotrofinen välipinta	8	17.8
Oligotrofinen jänne	1	2.2
Oligotrofinen rimpi	10	22.2
Oligotrofinen välipinta	6	13.3
Yhteensä	45	100



Kuva 9. Jokaisessa paikassa ($n = 45$) on kolme ruutua (ABC), jotka ovat kahden metrin etäisyydellä keskipisteestä ja kooltaan 0,5 m x 0,5 m. Ruuduilta arvioitiin kasvien peittävyys ja korkeus.

2.4 Biomassan ja lehtialaindeksin mittaaminen ja ennustaminen

Keskikesällä (17.–19.7.) C-ruudut (45 kpl) tyhjennettiin kasvillisuudesta heti kartoituksen jälkeen. Kasvit jaettiin taulukon 2 mukaisiin ryhmiin. Kihokkien biomassaa ja lehtialaindeksiä ei kuitenkaan analysoitu vähäisen esiintymisen

takia ($n = 2$). Sammalista otettiin vain 10 cm x 5 cm -näyte, tai jos sammalryhmän peittävyys oli 1–3 % kerättiin kaikki kyseisen ryhmän sammalet.

Puiden maanpäällisen biomassan arvioimista varten kaikki yli 1,3 m korkeat puut laskettiin ja niiden läpimitta mitattiin rinnankorkeudelta letto-, oligotrofisilta ja mesotrofisilta jänteiltä ympyränmuotoiselta alueelta, jonka halkaisija oli 10 m. Erilaisia jännetyyppejä oli yhteensä 38 paikalta: osa ABC-ruutujen tutkimupisteissä (kuva 8) ja loput tutkimuspisteiden välissä säteittäin. Hieskoivun biomassa laskettiin Starr ym. (1998) kehittämän lineaarisen regressiokaavan avulla. Kaavalla voidaan laskea puun eri biomassakomponentit (runko, elävät oksat, kuolleet oksat ja lehdet), jotka muodostavat koivun kokonaisbiomassan. Männyn ja kuusen kohdalla laskettiin ensin puiden tilavuus Varmola & Vuokilan (1986) kaavalla. Tilavuustietoja käytettiin sitten biomassan laskemiseen Kauppi ym. (1995) menetelmällä, jossa havupuut jaetaan runko-, oksa- ja neulasbiomassakomponentteihin, joista muodostuu puun maanpäällinen kokonaisbiomassa.

C-ruuduilta kerätyt kasvit skannattiin tuoreina lehtialaindeksiä varten lajeittain tai funktionaaliryhmittäin. Sen jälkeen ne kuivattiin kasvikuivurissa 60 asteessa noin vuorokauden, minkä jälkeen ne punnittiin. Sammaleiden yhteyttävät osat punnittiin ja skannattiin muiden kasvien tavoin. Kasvien peittävyystietojen avulla laskin kasveille biomassan (g m^{-2}) suotyypeittäin ja kasviryhmittäin.

Arvioin ruutujen lehtialaindeksit GIMP 2.8.-kuvankäsittelyohjelman avulla. Laskin skannatuista kasveista lehtivihreiden pikselien osuuden pikselien kokonaismäärästä ja arvioin jokaiselle kuvalle korjauskertoimen (1,01–1,65 riippuen kuvasta), joilla pyrin silmämääräisesti korjaamaan yhteyttävästä pinta-alasta päällekkäisten lehtien korsien ym. takia huomioimatta jääneen osuuden. Laskin sitten lehtialaindeksin (m^2m^{-2}) suotyypeittäin ja kasviryhmittäin. Koivujen ja havupuiden lehtialaindeksiä ei tässä tutkimuksessa selvitetty.

Biomassa- ja lehtialaindeksinäyteaineiston avulla rakensin regressiomallit biomassan ja lehtialaindeksin ennustamiseen. Heinäkuun puolivälissä kerätyistä näytealoista oli tiedossa myös funktionaalisten ryhmien peittävyudet ja korkeudet. Regressioanalyysin avulla mallinsin jokaiselle kasviryhmälle kaksi yhtälöä: yhden, joka selitti biomassaa ja toisen, joka selitti lehtipinta-alaa. Mallien

avulla ennustin biomassan ja lehtialaindeksin arvot alku- ja loppukesälle käyttäen hyväksi niiltä ajankohdilta kerättyä kasviryhmien pituus- ja peittävyysaineistoa.

Yhtälön lähtökohtana oli lineaarinen regressiomalli, joka olettaa, että muuttujien välillä vallitsee lineaarinen riippuvuus. Tämä riippuvuus on kuitenkin harvoin täydellistä aineiston satunnaisvaihtelun takia, jolloin arvot poikkeavat mallin ennustamasta suorasta (Ranta ym. 1994).

Lineaarisisessa analyysissä estimoidaan yhtälön

$$y = \alpha + \beta x + \gamma z$$

regressiosuora, missä y on biomassa tai LAI, α on vakio, β ja γ ovat kulmakertoimia, x on funktionaalisen ryhmän/kasvilajin peittävyys ja z funktionaalisen ryhmän/kasvilajin korkeus. Parametreille α , β ja γ muodostetaan aineiston perusteella estimaatit a , b ja c ja jokainen kasviryhmä saa oman suoransa:

$$y = a + bx + cz$$

Tein regressioanalyysin *IBM SPSS Statistics 22* -ohjelmalla. Syötin ohjelmaan C-ruuduilta keräämäni aineiston (suotyyppi, peittävyys, korkeus, biomassa ja lehtialaindeksi). Testasin toisen asteen yhtälö- ja neliöjuuri-muunnosta selittäville muuttujille. Korkeus ei ollut kaikissa tapauksissa merkitsevä ($p < 0,05$), joten jätin sen niiltä tapauksilta pois ja käytin pelkästään peittävyyttä selittämään biomassaa ja lehtialaindeksiä. Valitsin parhaimman mallin selitysasteen (r^2) perusteella. Selitysaste kertoo kuinka suuri osa vastemuuttujan (y) vaihtelusta voidaan selittää selittävän muuttujan (x) avulla (Ranta ym. 1994).

Regressiomalleista saaduilla yhtälöillä sekä kasvien peittävyys- ja korkeustiedoilla laskin biomassa- ja lehtialaindeksiarvoja kasveille ja suotyypeille koko tutkimusjakson ajalta. Analysoin biomassan ja lehtialaindeksin kehitystä ajan funktiona ja vertasin suotyyppien keskimääräistä biomassaa ja lehtialaindeksiä yksisuuntaisella varianssianalyysillä ja sitten Tukeyn testillä. Tein analyysin *IBM SPSS Statistics 22* -ohjelmalla.

2.5 Maaperämittaukset

Turpeessa elävien hajottajien aktiivisuutta mitattiin hajotuskokeella, jossa suolle vietiin teepusseja (Keuskamp ym. 2013) ja viljan olkea sisältäviä karikepusseja. Teepussien ja olkinäytteiden tuoremassat punnittiin. Näytteitä ei kuivattu uunissa vaan kunkin näytteen kuivamassaosuus arvioitiin satunnaisesti valitun 3 teepussin (kuivamassan osuus tuorepainosta keskimäärin 0.946) ja 5 olkinäytteen (0.947) avulla.

Tämän lisäksi otettiin heinäkuun puolivälissä C-ruuduilta turvenäytteitä pintaturpeesta (0–5 cm, heti aktiivisen sammalkerroksen alla) ja 15–20 cm syvyydeltä. Turvenäytteen tilavuus laskettiin näytteen ulkomittojen avulla. Näytteet kuivattiin (70 °C, 48 t) ja kuivamassan ja tilavuuden avulla laskettiin näytteen tiheys. Kuivatut näytteet jauhettiin ja niiden C- ja N-pitoisuus määritettiin LECO CNS-2000 -analysaattorilla. Tiheyden ja C- ja N-pitoisuuksien avulla laskettiin turpeen sisältämän hiilen ja typen määrä eri turvekerroksissa. Turvenäytteet analysoitiin myös ympäristötieteiden laitoksella Lahdessa.

C-ruutujen välittömään läheisyyteen (yht. 45 paikkaan) asetettiin 8.6. teepussi ja karikepussi sekä suon pinnalle että pintaturpeeseen (n. 10 cm syvyyteen). Pussit olivat suolla koko kesän, kunnes ne kerättiin talteen 19.–20.8. Kentältä haetut tee- ja olkipussit analysoitiin Helsingin yliopiston ympäristötieteiden laitoksella Lahdessa. Pussit kuivattiin (70 °C, 48 t) ja massahävikki laskettiin alkuperäisen ja lopullisen kuivamassan avulla. Tämän jälkeen kuivamassaosuuden arviointiin käytetyt ja kentällä olleet olkinäytteet jauhettiin pallomyllyllä (Retsch MM200, Retsch GmbH, Saksa) ja niiden N-pitoisuus määritettiin LECO CNS-2000 analysaattorilla (LECO Corporation, USA). Hajoamisen aikana vapautuneen typen määrä laskettiin massahävikin ja N-pitoisuudessa tapahtuneen muutoksen avulla.

2.6 Hiilidioksidimittaukset

Ilmatieteen laitos on mitannut Sodankylän Halssiaavalla hiilen virtoja ilmakehän ja suon välillä vuodesta 2011 alkaen mikrometeorologisella kovarianssimenetelmällä. Tässä työssä hiilensidontaa ja siihen vaikuttavia tekijöitä tutkittiin sekä kovarianssimenetelmällä että suljetulla kammiomenetelmällä. Molemmilla menetelmillä mitataan hiilidioksidin vaihtoa suon ja ilmakehän välillä. Kaasunvaihtoaineiston tulkinnessa käytettiin apuna alueella kerättyä meteorologista tukiaineistoa (mm. lämpötila ja kosteus ilmassa ja maassa sekä eri säteilysuureet).

Kovarianssimenetelmän (*eddy covariance*) käyttö yleistyi 2000-luvulla ja sitä on käytetty etenkin metsien hiilidioksidivaihdon mittauksissa (Baldocchi 2003), mutta viime aikoina myös kosteikko- ja suotutkimuksissa (esim. Aurela ym. 2007). Kovarianssimenetelmällä mitataan jatkuvatoimisesti ja tihein väliajoin (10 Hz) pystytuulen nopeutta ja hiilidioksidin pitoisuutta mitattavan pinnan yläpuolella. Näiden kovarianssina voidaan suoraan laskea hiilidioksidin vaihto ilmakehän ja alla olevan pinnan välillä. Tässä työssä mittaukset tehtiin 6,5 metrisestä mittaustmastosta käsin ja saatiin määritettyä hiilidioksidin vaihto ilmakehän ja suon välillä, eli ekosysteemin hiilidioksidin nettovaihto, (*Net Ecosystem Exchange*, NEE) 30 minuutin keskiarvoina. Tästä nettovaihdosta voitiin mallitusta hyväksikäyttäen määrittää sekä bruttoprimäärituotanto (GPP) että ekosysteemirespiraatio ($R = R_a + R_h$).

Kovarianssimenetelmä antaa tietoa kaasunvaihdosta ekosysteemitasolla (Baldocchi 2003). Menetelmän etuna on, että se mittaa hiilitaseita jatkuvatoimisesti eikä se aiheuta häiriötä suon kasvillisuudelle. Epäsuotuisat tuuliolot voivat kuitenkin aiheuttaa vääristymiä mittaustulosten luotettavuudessa (Aurela 2005). Esimerkiksi tyyninä öinä maa- ja kasvihengityksestä vapautunut hiilidioksidi kertyy lähellä maanpintaa olevaan ilmakerrokseen, ja monen metrin korkeudessa havaitut pitoisuudet ja niistä laskettu respiraatio eivät todellisuudessa vastaa maanpinnan tapahtumia (Aubinet ym. 2000).

Kammiomenetelmää käytettiin selvittäessä hiilidioksidin vaihtoa pieneltä, alle 1 m² alalta. Kammiomenetelmän avulla saadaan tietoa eri kasviyhteisöjen hiilivirroista ekosysteemien sisällä (Laine ym. 2006). Kammiomittauksia tehtiin tehoseurantaruuduille (yhdele tehoseurantaruudulle/suotyyppi, eli yht. kahdeksalle ruudulle) kerran viikossa 19.6.–12.8. välisenä aikana. Hiilidioksidianalysaattori kytkettiin läpinäkyvästä pleksilasista tehtyyn kammioon (korkeus 30.08 cm, pinta-ala 3600 cm²), jonka yhteen seinään oli kiinnitetty mittaussantureita. Kammio laskettiin suohon ja kammion reunuksen vako täytettiin vedellä, jotta kammio pysyisi ilmatiiviinä.

Kammiossa oli jäähdytysjärjestelmä, jotta kammion sisäinen lämpötila ei nousisi liikaa. Erillisestä jäävesisäiliöstä kierrätettiin letkujen ja pumpun avulla kylmää vettä kammion sivulla olevaan metallilaatikkoon, josta viilentynyt ilma siirtyi tuulettimen kautta kammioon. Tuuletin kierrätti myös kammion sisäilmaa siten, että hetkellinen hiilidioksidipitoisuus oli mahdollisimman tasainen koko kammiossa. Kammion sisällä oli myös anturi, joka mittasi kasveille käyttökelpoista valon määrää (PAR).

Kammio laskettiin kasvillisuuden päälle puoleksitoista minuutiksi ja hiilidioksidipitoisuutta (ppm) mitattiin 15 sekunnin välein. Läpinäkyvässä kammiossa tapahtui sekä yhteyttämistä (hiilidioksidin sitoutumista) että autotrofista ja heterotrofista hengitystä (hiilidioksidin vapautumista), eli valokammiolla mitattiin ekosysteemin hiilidioksidin nettovaihtoa (NEE). Tämän jälkeen kammio tuuletettiin ja laskettiin takaisin pimeän hupun kanssa ja sillä mitattiin uudestaan hiilidioksidipitoisuutta 15 sekunnin välein. Pimeässä kammiossa fotosynteesi estyy ja hiiltä vapautuu eliöiden hengityksestä, eli pitoisuudet kertovat hengityksessä vapautuneen hiilidioksidin määrästä (ER, *Ecosystem Respiration*). Hiilidioksidipitoisuuden muutosnopeudesta voidaan laskea hiilidioksidivaihdon suunta: pimeäkammiomittauksessa pitoisuus nousee ja valokammiomittauksessa tyypillisesti laskee.

Kovarianssi- ja kammiomenetelmillä saatuja tuloksia verrattiin kasvillisuuskartoituksista saatuihin tuloksiin, jotta voitiin selvittää kuinka kasviyhteisö (suotyyppi), sen ajalliset muutokset (fenologia) ja ympäristötekijät

(säteily, lämpötila ja pohjaveden korkeus) selittävät hiilidioksidivaihdon muutoksia.

2.6.1 Hiilenvaihdon mallitus

Kammiomittauksia tehtiin erilaisissa valaistus- ja lämpöolosuhteissa kesän aikana. Fotosynteettisesti aktiivinen säteily (photosynthetically active radiation, PAR) ja lämpötila (T) ovat tärkeimmät ekosysteemin hiilidioksidin nettosidontaan (NEE) vaikuttavat tekijät. Jotta eri olosuhteissa mitattuja hiilidioksidipitoisuuksia voisi verrata keskenään, poistettiin aineistosta näiden tekijöiden vaikutus yksinkertaisella hiilenvaihtomallilla (Lasslop ym. 2008). Mika Aurela Ilmatieteen laitokselta teki aineistolle hiilenvaihtoanalyysin.

Mallitetun aineiston ja havaintojen erotusta eli jäännösvaihtelua käytettiin selvittämään, mitkä muut tekijät kuin PAR ja T selittävät ekosysteemin hiilidioksidin nettovaihtoa, eli respiraation (R) ja bruttoprimäärituotannon (GPP) erotusta. Tarkasteltavat tekijät olivat pohjaveden syvyys, sammalpeittävyys, kasvien yhteenlaskettu lehtialaindeksi, putkilokasvien lehtialaindeksi sekä maaperämuuttujat. Respiraatioanalyysiin käytettiin pimeäkammioaineistoa ja bruttofotosynteesianalyysiin valokammioaineistoa.

Ekosysteemirespiraation (R) lämpötilariippuvuudelle on esitetty useita erilaisia malleja, mutta yksi yleisimmin käytetyistä yhtälöistä on Lloydin ja Taylorin (1994) kehittämä yhtälö (yhtälö 1) (Portner ym. 2010), jota tässäkin tutkimuksessa käytettiin respiraation mallintamiseen.

$$R = R_{10} e^{\frac{308-56}{56-02} \left(\frac{1}{56-02} - \frac{1}{T-227-13} \right)} \quad (\text{Yhtälö 1})$$

Yhtälössä R_{10} (mg CO₂ m⁻² h⁻¹) on respiraation taso 10 °C, e luonnollisen logaritmin kantaluku ja T ulkoilman lämpötila kammioittauksen aikana. Kammion sisäistä lämpötilaa sekä 5 cm syvyydestä mitattua maanlämpötilaa kokeiltiin myös erikseen, mutta ulkoilman lämpötila antoi parhaimman

selityksasteen. Yhtälön alkuperä ja toimintaperiaate on selitetty tarkemmin Lloydin ja Taylorin (1994) artikkelissa.

Bruttoprimäärituotannon (GPP) laskemiseen käytettiin respiraatioarvoja sekä kammiomittauksista saatuja NEE-arvoja. GPP mallinnettiin hyödyntämällä ekosysteemin hiilidioksidin nettovaihtoa kuvaavaa yhtälöä (Lasslop ym. 2009) (yhtälö 2)

$$NEE = \frac{\alpha \beta R_g}{\alpha R_g + \beta} + R, \quad (\text{Yhtälö 2})$$

jossa NEE on ekosysteemin hiilidioksidin nettovaihto, α ($\mu\text{mol C J}^{-1}$) kasvien valon käyttöteho, β ($\mu\text{mol C m}^{-2} \text{s}^{-1}$) kasvien maksimaalinen hiilidioksidin sidonta valon saturaatiossa, R ($\mu\text{mol C m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ekosysteemin respiraatio ja R_g maksimaalinen GPP. Yhtälö ja sen toimintaperiaatteet on esitetty tarkemmin Lasslop ym. (2009) artikkelissa.

Aineisto sovitettiin yhtälöiden 1 ja 2 mukaisesti sitten koko aineistolle (kaikkien kammioiden kaikki ajalliset mittaukset, yht. 160 mittausta). Suotyypeille laskettiin respiraation perustaso ja maksimaalinen bruttoprimäärituotanto (GPP). Respiraation perustaso kuvaa kunkin suotyypin keskimääräistä respiraatiota, kun lämpötila on 10 °C. Maksimaalinen bruttoprimäärituotanto taas kuvaa potentiaalista fotosynteesitasoa optimaalisissa valo-olosuhteissa lehtialamaksimin aikaan keskikesällä.

2.6.2 Jäännösvaihteluanalyysi

Respiraatio- ja bruttoprimäärituotantomallien jäännösvaihtelua selittävien tekijöiden selvittämiseen käytin *IBM SPSS Statistics 22* -ohjelmaa. Jäännösvaihtelua analysoin askeltavalla monimuuttujaregressiolla (*MVR, multivariate regression*). Kokeilin seuraavia tekijöitä selittämään respiraation ja GPP:n jäännösvaihtelua: pohjaveden syvyys, sammalpeittävyys, putkilokasvien

lehtialaindeksiä sekä putkilokasvien ja sammalten yhteenlaskettua lehtialaindeksiä.

Lisäksi sisällytin monimuuttujaregressioon maaperätekijöitä, jotka ilmentävät turpeessa elävien hajottajien aktiivisuutta: teen ja oljen hajotus (suon pinnalla ja pintaturpeessa) sekä turpeen pinnalta ja 20 cm syvyydestä mitattu turpeen tiheys (g dm^{-3}), hiilipitoisuus (C %), hiilimäärä (g dm^{-3}) ja hiilen suhde typpeen (C/N).

3. TULOKSET

3.1 Lehtialaindeksin ja biomassan ennustaminen

Regressiomallit selittivät lehtialaindeksiä ja biomassaa hyvin. Mallien selitysasteet (r^2) vaihtelivat 0,67-0,98 välillä (taulukot 4 ja 5). Pienin selitysaste oli ruskosammalien lehtialaindeksillä (0,67) ja suurin vaivaiskoivun lehtialaindeksillä (0,98). Havaintojen määrä (n) vaihteli kasviryhmien välillä ruskosammalten kymmenestä suokukan, sirppisammalten sekä sarakasvit ja leväkön 48:aan.

Kaikissa regressiomalleissa peittävyys selitti merkitsevästi ($P < 0,05$) kasviryhmien biomassaa ja lehtialaindeksiä. Raatteen, kurjenjalan, vaivaiskoivun, sirppisammaleiden ja rahkasammaleiden kohdalla lehtialaindeksi kasvoi peittävyyden kasvaessa eksponentiaalisesti. Biomassa kasvaa peittävyyden kasvaessa eksponentiaalisesti kurjenjalan, vaivaiskoivun ja rahkasammaleiden kohdalla. Malleissa korkeus selitti merkitsevästi ja eksponentiaalisesti lehtialaindeksiä ainoastaan raatteella ja vaivaiskoivulla sekä biomassaa vaivaiskoivulla. Karpalon lehtialaindeksi- sekä sarakasvit ja leväkön biomassayhtälöissä peittävyyden neliöjuuri-muunnos nosti mallin selitysastetta.

Regressiomallien kaaviot, jotka esittävät havaitun ja ennustetun lehtialaindeksin tai biomassan välistä suhdetta kasviryhmittäin, on esitetty liitteessä 1 (biomassa) ja 2 (lehtialaindeksi). Keskimääräinen lehtialaindeksi ja biomassa on esitetty kasviryhmittäin ja suotyyypeittäin alku-, keski- ja loppukesälle liitteessä 3 (lehtialaindeksi) ja 4 (biomassa).

Taulukko 4. Regressiomallit lehtialaindeksille kasviryhmittäin. Taulukossa on esitetty mallin yhtälö, selitysaste r^2 sekä havaintojen lukumäärä. Yhtälöissä P on peittävyys ja K korkeus.

Funktionaalinen ryhmä	Yhtälö	r^2	Havainnot (n)
Sarakasvit ja leväkkö	$0.00653 * P$	0.92	48
Suokukka	$0.00705 * P$	0.91	48
Karpalo	$0.0312 * \sqrt{P}$	0.92	31
Raate	$0.000215 * P^2 + 0.000562 * K^2$	0.91	24
Kurjenjalka	$0.000774 * P^2$	0.93	12
Vaivaiskoivu	$0.000146 * P^2 + 0.000105 * K^2$	0.97	10
Sirppisammalet	$0.000216 * P^2$	0.75	48
Rahkasammalet	$0.000833 * P^2$	0.85	27
Ruskosammalet	$0.00169 * P$	0.92	10

Taulukko 5. Regressiomallit biomassalle kasviryhmittäin. Taulukossa on esitetty mallin yhtälö, selitysaste r^2 sekä havaintojen lukumäärä. Yhtälöissä P on peittävyys ja K korkeus.

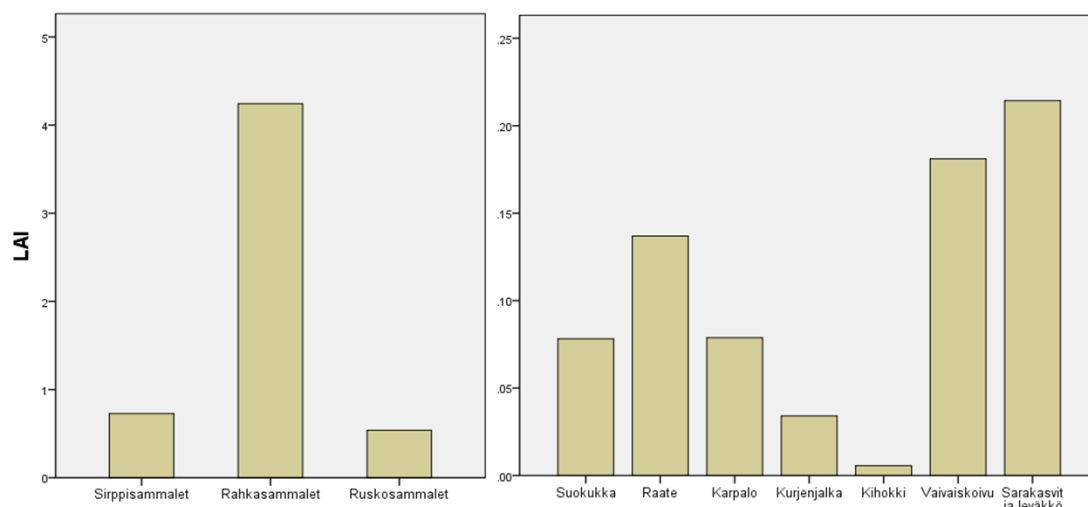
Funktionaalinen ryhmä	Yhtälö	r^2	Havainnot (n)
Sarakasvit ja leväkkö	$5.43 * \sqrt{P}$	0.91	48
Suokukka	$1.68 * P$	0.88	48
Karpalo	$4.25 * \sqrt{P}$	0.83	31
Raate	$0.522 * P$	0.88	24
Kurjenjalka	$0.0607 * P^2$	0.90	11
Vaivaiskoivu	$0.0657 * P^2 + 0.0364 * K^2$	0.98	10
Sirppisammalet	$1.93 * P$	0.70	48
Rahkasammalet	$0.0426 * P^2$	0.86	27
Ruskosammalet	$1.93 * P$	0.67	10

3.2 Lehtialaindeksi

3.2.1 Lehtialaindeksi kasviryhmittäin

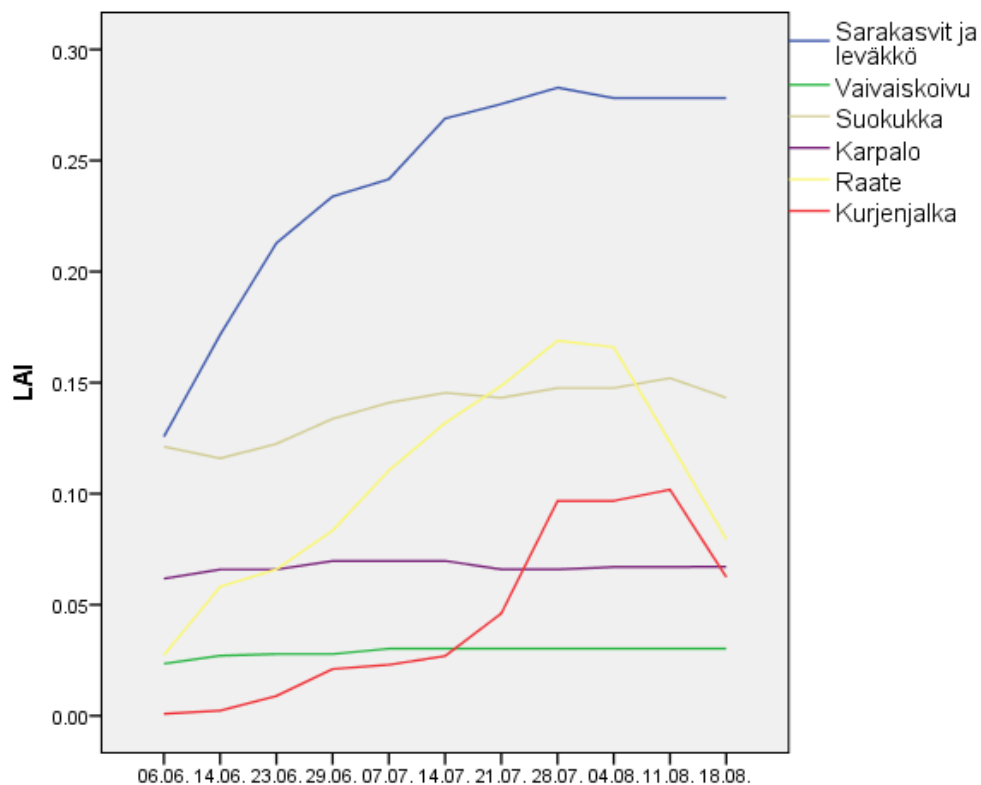
Rahkasammalilla oli kasviryhmistä suurin lehtipinta-ala. Muilla sammalryhmillä (sirppisammalet ja ruskosammalet) oli toiseksi suurimmat lehtialaindeksi-arvot, mutta selvästi rahkasammalia alhaisemmat. Muut ryhmät tai lajit olivat

seuraavassa järjestyksessä suurimmasta aloittaen: sarakasvit ja leväkkö, vaivaiskoivu, raate, karpalo, suokukka, kurjenjalka ja kihokki (kuva 10).



Kuva 10. Sammalten ja putkilokasvien keskimääräinen lehtialaindeksi ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) kaikilta suotyypeiltä. Lehtialaindeksiä on laskettu 17.–19.7. kerätyistä näytteistä.

Regressiomalleista saatujen yhtälöiden avulla fenologiaruutujen putkilokasvilajeille ja -ryhmille laskettiin lehtialaindeksi kasvukauden eri ajankohdille (kuva 11). Sarakasvit ja leväkkö –ryhmällä oli putkilokasvien suurin lehtialaindeksi heinäkuun lopulla ja se pysyi samanlaisena elokuun puoliväliin asti. Raatteella ja kurjenjalalla lehtialaindeksin kasvu oli maltillisempaa, mutta se saavutti huippunsa samoihin aikoihin kuin sarakasvit ja leväkkö. Raatteella lehtialaindeksi kääntyi kuitenkin laskuun elokuun toisella viikolla ja kurjenjalalla hieman ennen elokuun puoliväliä. Varvuista karpalolla ja vaivaiskoivulla ei havaittu mainittavaa muutosta lehtialaindeksissä kesän aikana, mutta suokukalla lehtialaindeksi kasvoi hieman kesäkuun lopun ja heinäkuun välillä.



Kuva 11. Putkilokasvien lehtialaindeksin ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) kehitys kesän yli kasviryhmittäin. Lehtialaindeksit on laskettu regressiomalleista saatujen yhtälöiden sekä fenologiaruuduilta mitattujen peittävyysien ja korkeuksien avulla kaikkien suotyyppien yli.

3.2.2 Lehtialaindeksi suotyypeittäin

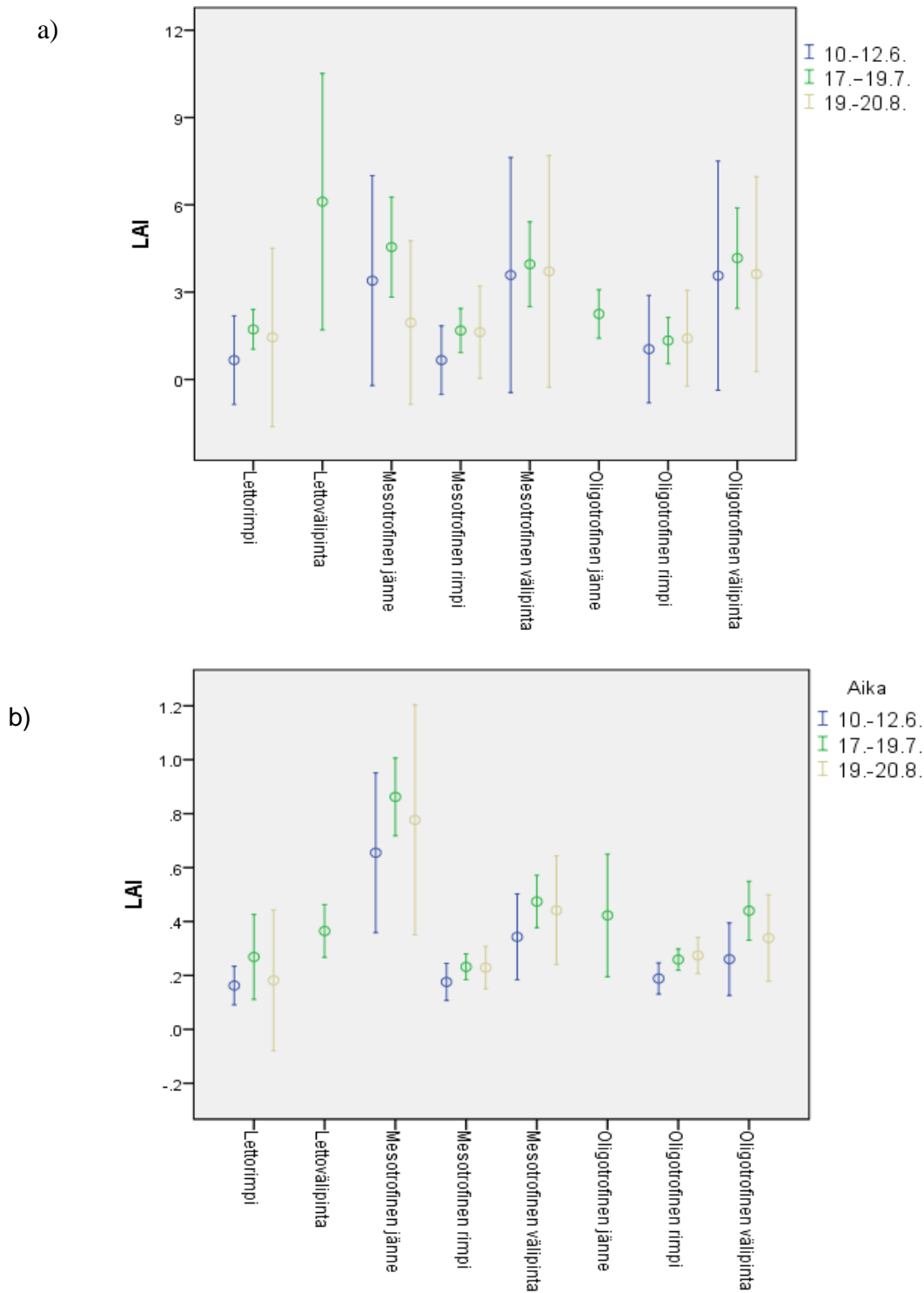
Regressiomalleista saatujen yhtälöiden sekä A-ruutujen alku- ja loppukesän kartoitusaineiston avulla laskettiin sammalten (kuva 12 a) ja putkilokasvien (kuva 12 b) lehtialaindeksit suotyypeittäin alku-, keski- ja loppukesälle (katso myös liite 4). Lettovälipinnalta ja oligotrofiselta jänteeltä ei ollut tarpeeksi havaintoja alku- ja loppukesältä ($n < 3$), joten näiden suotyyppien lehtialaindeksit on laskettu pelkästään keskikesän osalta.

Sammalten lehtialaindeksit olivat suurimmillaan keskikesällä kaikilla suotyypeillä paitsi rimmillä, joilla ne olivat loppukesällä lähes samat kuin keskikesällä. Rimmillä oli pienimmät sammalten lehtialaindeksit. Putkilokasvien

keskimääräiset lehtialaindeksit olivat suurimmillaan keskikesällä kaikilla muilla suotyypeillä paitsi mesotrofisella rimmellä, jossa lehtialaindeksi pysyi samana, ja oligotrofisella rimmellä, jossa putkilokasvien lehtialaindeksi oli korkeimmillaan loppukesällä.

Keskikesän lehtialaindeksejä verrattiin suotyypeittäin yksisuuntaisella varianssianalyysillä ja Tukeyn testillä. Oligotrofisen rimmen sammalten lehtialaindeksi oli kaikkia välipintatyyppejä sekä mesotrofista jännettä pienempi ($P < 0,05$). Mesotrofisella rimmellä oli puolestaan merkitsevästi pienempi lehtialaindeksi verrattuna mesotrofiseen jänteeeseen ($P = 0,012$) ja lettovälipintaan ($P = 0,024$). Sammalten suurin lehtialaindeksi mitattiin lettovälipinnalta (liite 7 c).

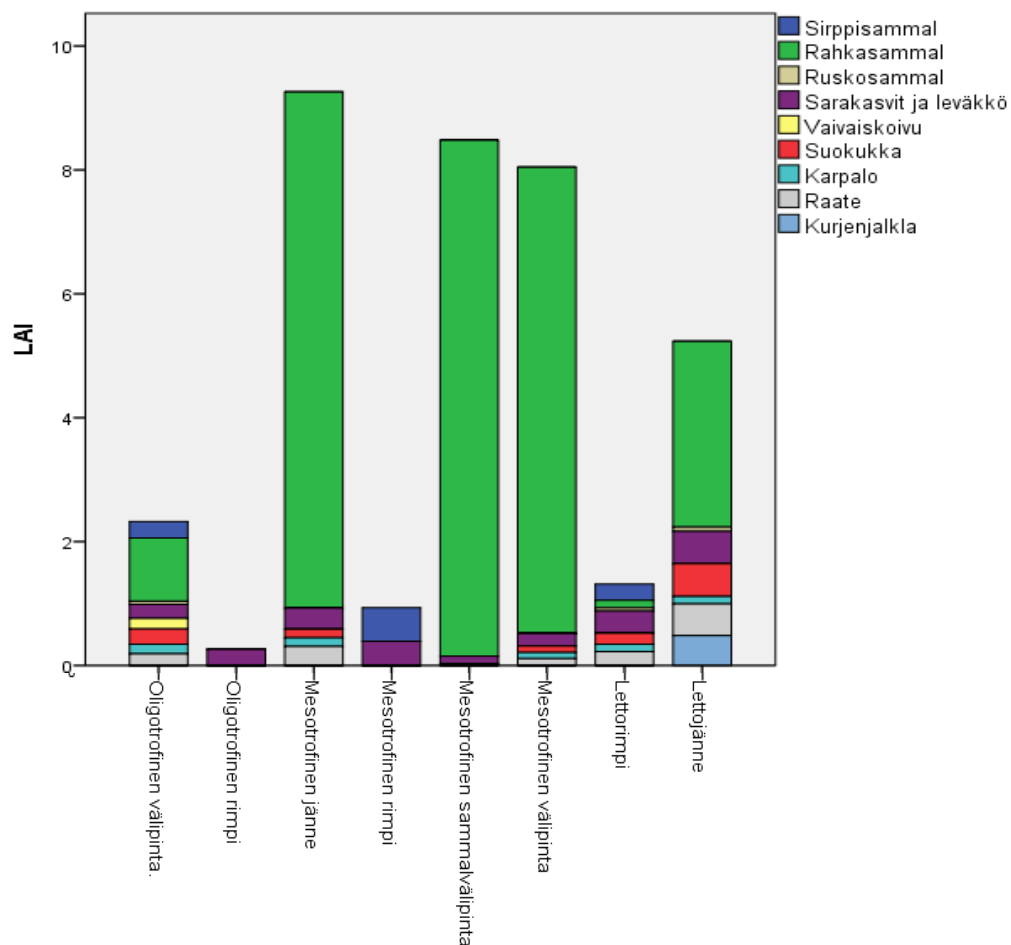
Putkilokasvien suurin lehtialaindeksi oli mesotrofisella jänteellä, joka erosi kaikista muista suotyypeistä ($P < 0,05$). Mesotrofisella rimmellä oli putkilokasvien pienin lehtialaindeksi ja se oli merkitsevästi pienempi kuin mesotrofisella välipinnalla ($P < 0,001$) ja oligotrofisella välipinnalla ($P = 0,008$). Oligotrofisella rimmellä oli myös muihin suotyyppeihin verrattuna pieni putkilokasvien lehtialaindeksi ja se erosi merkitsevästi mesotrofisesta ($P = 0,002$) ja oligotrofisesta välipinnasta ($P = 0,037$), joilla oli suuremmat lehtialaindeksit (liite 7 d).



Kuva 12. a) Sammalten ja b) putkilokasvien (pois luettuna puut) keskimääräinen lehtialaindeksi ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$) suotyypeittäin alku-(10.-12.6.), keski-(17.-19.7.) ja loppukesällä (19.-20.8.). Lettovälpinnalta ja oligotrofiselta jänteeltä on havaintoja pelkästään keskikesältä. Lehtialaindeksiä laskettu regressiomalleista saatujen yhtälöiden sekä ruuduilta mitattujen peittävyys- ja korkeuksien avulla. Tulokset on esitetty 95 % luottamusvälein.

Kammiokohtaiset lehtialaindeksit, joita käytettiin hiilidioksidimittaustulosten tulkitsemisessa, olivat suurimmillaan 28.7. ja ne vaihtelivat suotyypeittäin etenkin rahkasammalen, mutta myös putkilokasvien osalta (kuva 13). Rahkasammalia oli erityisen paljon mesotrofisella jännteellä, välipinnalla ja sammalvälipinnalla. Putkilokasvien lehtialaindeksit olivat suurempia kuivemmilla suotyypeillä. Eniten putkilokasveja oli lettojängteellä ja vähiten mesotrofisella sammalvälipinnalla. Lettojängteen kammioruudulta viikoittain otetuista kuvista näkee putkilokasvien kehityksen ja runsauden (liite 5). Myös ruudun välittömästä läheisyydestä otetuista kuvista (liite 6) näkee lettojängteen kasvillisuuden rehevyyden ja siinä tapahtuvat muutokset.

Kammioruutujen lehtialaindekseillä oli samankaltainen riippuvuus suotyypin vedenpinnan tasoon (rimpi, välipinta, jänne) kuin 45 paikkaa käsittävässä aineistossa. Rimmillä oli pienin lehtialaindeksi, kuivemmilla suotyypeillä suuremmat.

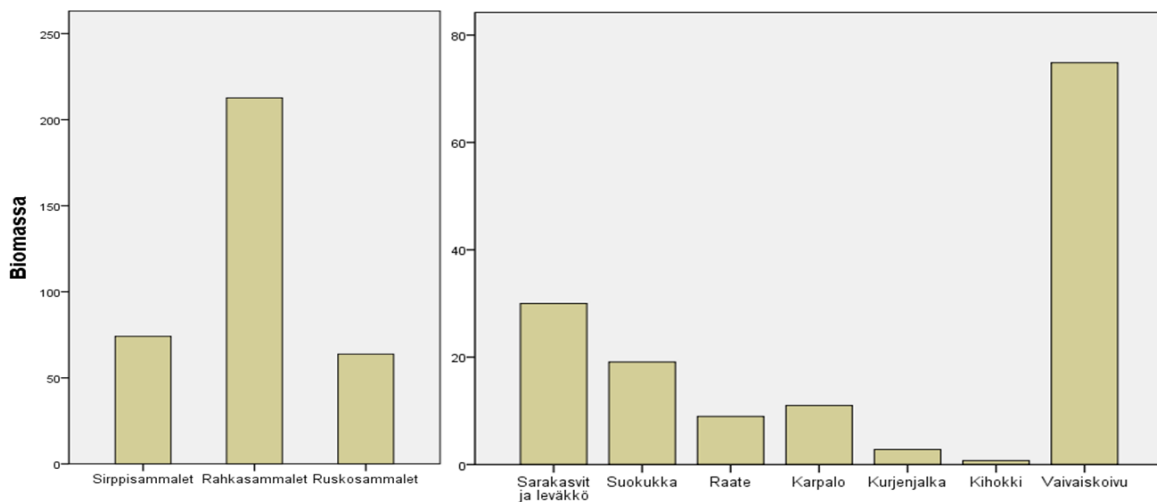


Kuva 13. Kahdeksan kammioruudun kasvillisuuden lehtialaindeksi 28.7., kun kasviryhmien keskimääräinen lehtialaindeksi ja biomassa olivat suurimmillaan.

3.3 Biomassa

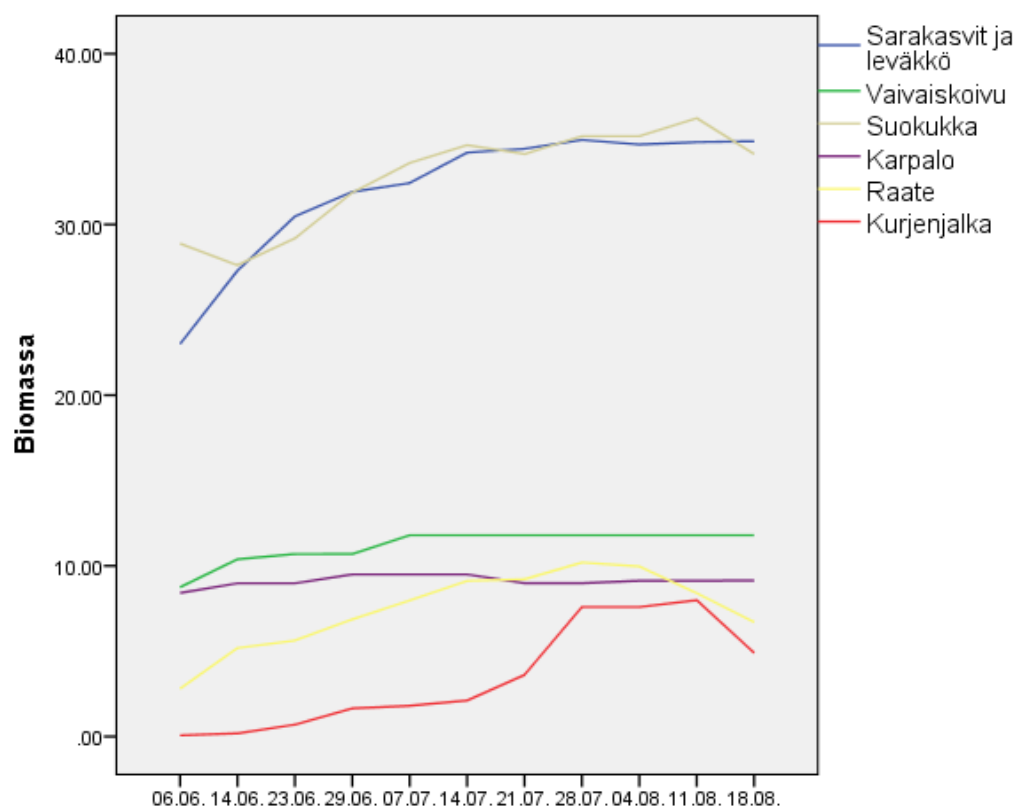
3.3.1 Biomassa kasviryhmittäin

Rahkasammalilla oli kasviryhmistä suurin kuivamassa ja muillakin sammalryhmillä oli suhteellisen korkeat arvot, mutta selvästi alle puolet, rahkasammalten biomassasta. Vaivaiskoivun kuivamassa oli kasviryhmien toiseksi suurin. Muiden putkilokasviryhmien kuivamassat olivat suurimmasta aloittaen sarakasvit ja leväkkö, suokukka, karpalo, raate, kurjenjalka ja kihokki (kuva 14).



Kuva 14. Putkilokasvien ja sammalten keskimääräinen biomassa (g m⁻²) koko suolta. Biomassat on mitattu 17.–19.7. kerätyistä näytteistä eri suotyypeiltä.

Regressiomalleista saatujen yhtälöiden avulla fenologiaruutujen putkilokasvilajeille ja -ryhmille laskettiin biomassa kesän yli. Kuvasta 15 näkee, että suokukalla sekä sarakasveilla ja leväköllä on noin 20 g m⁻² suurempi biomassa muihin putkilokasveihin verrattuna koko kesän ajan. Sarakasvien ja leväkön sekä suokukan biomassat olivat kummatkin alkukesällä alle 30 g m⁻². Biomassat kasvoivat tasaisesti heinäkuun aikana ja saavuttivat huippunsa heinäkuun lopulla, minkä jälkeen biomassan kasvu pysähtyi ja pysyi samana. Raate ja kurjenjalka saavuttivat biomassahuipun 1–2 viikkoa myöhemmin elokuun alussa, minkä jälkeen niiden biomassa lähti laskuun. Vaivaiskoivulla ja karpalolla ei havaittu selvää biomassan kasvua kesän aikana.



Kuva 15. Biomassan (g m^{-2}) kehitys kesän yli kasviryhmittäin. Biomassat on laskettu regressiomalleista saatujen yhtälöiden sekä fenologiaruudulta mitattujen peittävyysien ja korkeuksien avulla. Biomassat ovat keskiarvoja niiltä suotyypeiltä, joilla fenologiaruudut sijaitsivat.

3.3.2 Biomassa suotyypeittäin

Regressiomalleista saatujen yhtälöiden sekä A-ruutujen alku- ja loppukesän kartoitusaineiston avulla laskettiin sammalten (16 a) ja putkilokasvien biomassat (kuva 16 b) suotyypeittäin alku-, keski- ja loppukesälle. Lettovälipinnalta ja oligotrofiselta jänteeltä ei ollut tarpeeksi havaintoja alku- ja loppukesältä ($n < 3$), joten näiden suotyyppien biomassat on laskettu pelkästään keskikesän osalta.

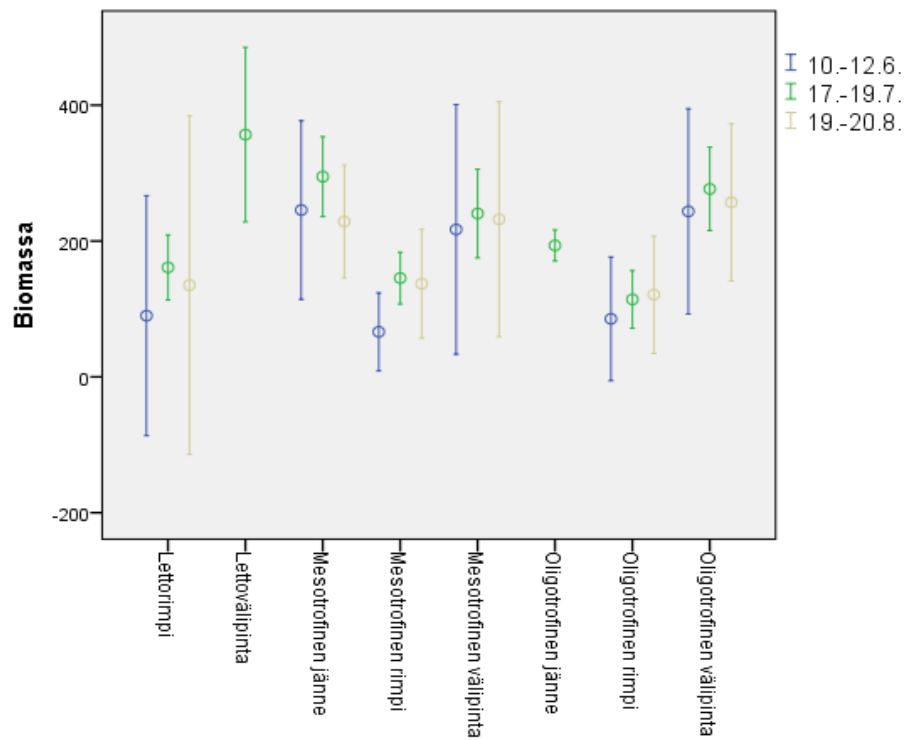
Sammalten biomassat olivat suurimmillaan heinäkuun puolivälissä kaikilla suotyypeillä paitsi oligotrofisella rimmellä, jonka loppukesän biomassa oli hiukan keskikesän arvoa suurempi. Putkilokasvien suurimmat biomassat eivät olleet

yhtä usein keskikesällä kuin sammalilla. Mesotrofisten jätteiden putkilokasvien biomassa oli heinäkuussa keskimäärin 163 g m^{-2} , mutta kuukautta myöhemmin 186 g m^{-2} . Mesotrofisten ja oligotrofisten rimprien putkilokasvien biomassa ei muuttunut juurikaan keskikesän ja loppukesän välillä.

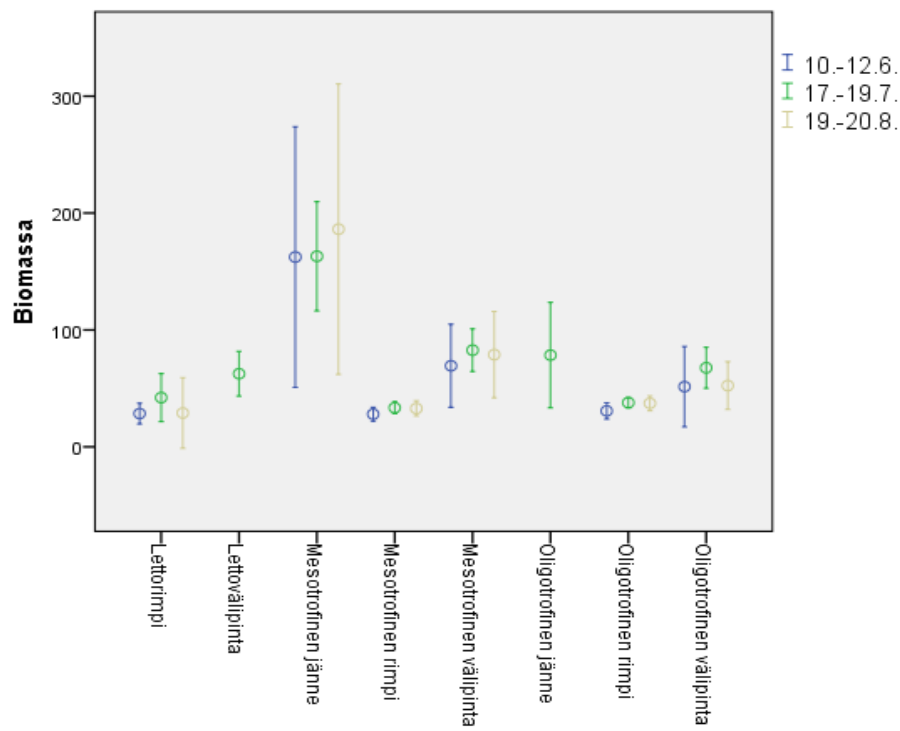
Keskikesän biomassoja verrattiin suotyypeittäin yksisuuntaisella varianssianalyysillä ja Tukeyn testillä. Lettovälipinnalla oli suurin yhteenlaskettu ja keskimääräinen sammalbiomassa ja se erosi merkitsevästi oligotrofisesta rimmestä ($P = 0,001$) ja mesotrofisesta rimmestä ($P = 0,006$), joilla oli suotyypeistä pienimmät sammalbiomassat. Myös oligotrofisella välipinnalla ja mesotrofisella jätteellä oli merkitsevästi suuremmat sammalbiomassat kuin oligotrofisella ja mesotrofisella rimmellä ($P > 0,05$) (liite 7 a).

Putkilokasvien biomassa oli selvästi suurin mesotrofisella jätteellä, mistä johtuen suotyyppi erosi merkitsevästi kaikista muista suotyypeistä ($P < 0,05$). Biomassaltaan toiseksi suurin suotyyppi oli mesotrofinen välipinta, joka oli merkitsevästi suurempi kuin oligotrofisen ($P = 0,008$) ja mesotrofisen rimmen ($P = 0,002$) putkilokasvien biomassa. Kaikilla kolmella rimpityypillä oli alhainen putkilokasvien biomassa. (liite 7 b).

a)



b)



Kuva 16. a) Sammalten ja b) putkilokasvien (pois luettuna puut) biomassa (g m^{-2}) suotyypeittäin alku-(10.-12.6.), keski-(17.-19.7.) ja loppukesällä (19.-20.8.). Lettovälpinnalta ja oligotrofiselta jänneeltä on havaintoja pelkästään keskikesältä. Biomassat on laskettu regressiomalleista saatujen yhtälöiden sekä ruuduilta mitattujen peittävyysien ja korkeuksien avulla. Tulokset on esitetty 95 % luottamusvälein.

Koivun kokonaisbiomassa ja lehtien biomassa ei eronnut jännetyyppien välillä ($P = 0,836$) eikä kappalemäärässä, rungon halkaisijassa tai korkeudessakaan ollut juuri eroa (taulukko 6 a). Lehtien biomassan osuus kokonaisbiomassasta vaihteli koivulla 7,7–10 % välillä. Mäntyä ei kasvanut lettojänteillä. Puulla oli suurempi keskimääräinen biomassa mesotrofisella kuin oligotrofisella jänteellä, mutta suuren hajonnan takia ero ei ollut tilastollisesti merkitsevä ($P = 0,274$). Mäntyjä oli lukumäärällisesti enemmän mesotrofisella jänteellä, mutta näiden mäntyjen rungot olivat halkaisijaltaan pienempiä kuin oligotrofisilla jänteillä olevien. Molemmissa jännetyypeissä oli yhtä korkeita mäntyjä (taulukko 6 b). Kuusia havaittiin vain kaksi kappaletta, joten laji jätettiin pois tarkastelusta.

Taulukko 6. a) Koivun ja b) männyn biomassa, kappalemäärä, rungon halkaisija ja korkeus ravinteisuustasoltaan vaihtelevilla jänteillä.

a) Koivun biomassa ja mittaustulokset kolmelta eri jännetyypiltä.

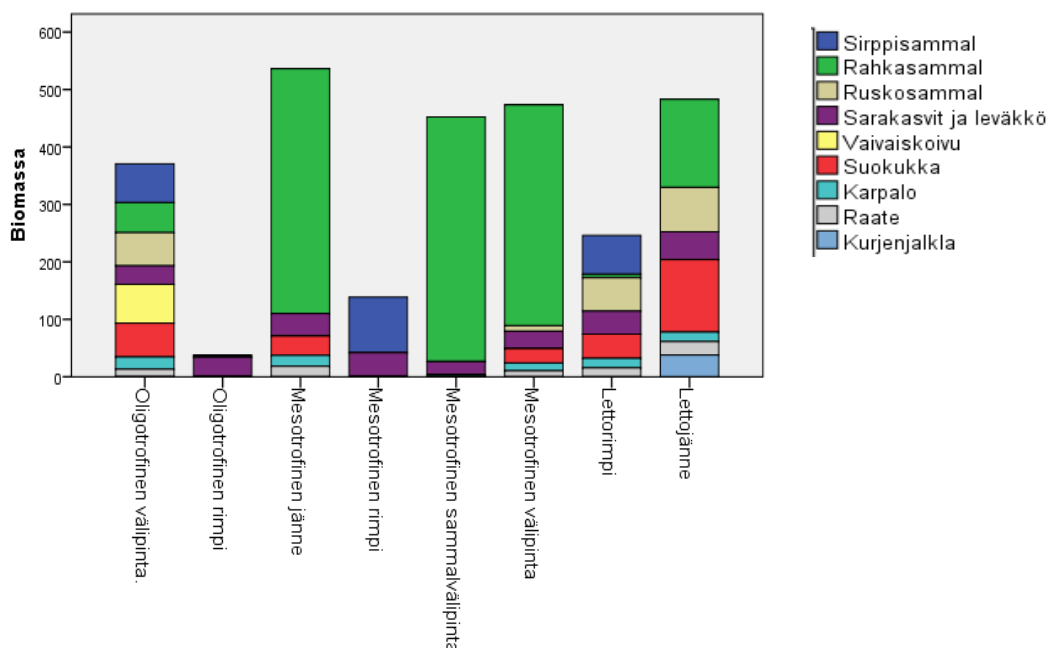
KOIVU	Oligotrofinen jänne	Mesotrofinen jänne	Lettojänne
Kokonaisbiomassa (\pm keskihajonta) g m ⁻²	74 (\pm 70)	80 (\pm 91)	81 (\pm 48)
Lehtien biomassa (% kokonaisbiomassasta) g m ⁻²	7.1 (9.6)	8.0 (10)	8.2 (10)
Kpl/ha	350	400	380
Rungon halkaisija (mm)	33	30	32
Korkeus (m)	2.3	2.5	2.4

b) Männyn biomassa ja mittaustulokset kahdelta eri jännetyypiltä.

MÄNTY	Oligotrofinen jänne	Mesotrofinen jänne
Biomassa (\pm keskihajonta) g m ⁻²	8 (\pm 19)	29 (\pm 67)
Neulasten biomassa (% kokonaisbiomassasta) g m ⁻²	0.6 (7.7)	2.2 (7.7)
Kpl/ha	30	115
Rungon halkaisija (mm)	110	63
Korkeus (m)	3.8	3.7

Kammiokohtaiset biomassat, joita käytettiin hiilidioksidimittaustulosten tulkitsemiseen, olivat suurimmillaan 28.7. ja ne vaihtelivat suotyypeittäin etenkin rahkasammalen, mutta myös putkilokasvien osalta (kuva 17). Rahkasammalia oli erityisen paljon mesotrofisella jänteellä, välipinnalla ja sammalvälipinnalla. Putkilokasvien biomassat olivat suurempia kuivemmilla suotyypeillä. Eniten putkilokasveja oli lettojänteellä ja vähiten mesotrofisella sammalvälipinnalla. Kammioruutujen biomassoilla oli samankaltainen riippuvuus suotyypin

vedenpinnan tasoon (rimpi, välipinta, jänne) kuin 45 paikkaa käsittävässä aineistossa. Rimmillä oli pienin biomassa ja kuivemmilla suotyypeillä suuremmat.



Kuva 17. Kahdeksan kammioruudun kasvillisuuden biomassa 28.7., kun kasviryhmien keskimääräinen lehtialaindeksi ja biomassa olivat suurimmillaan.

3.4 Hiilidioksidimittaukset

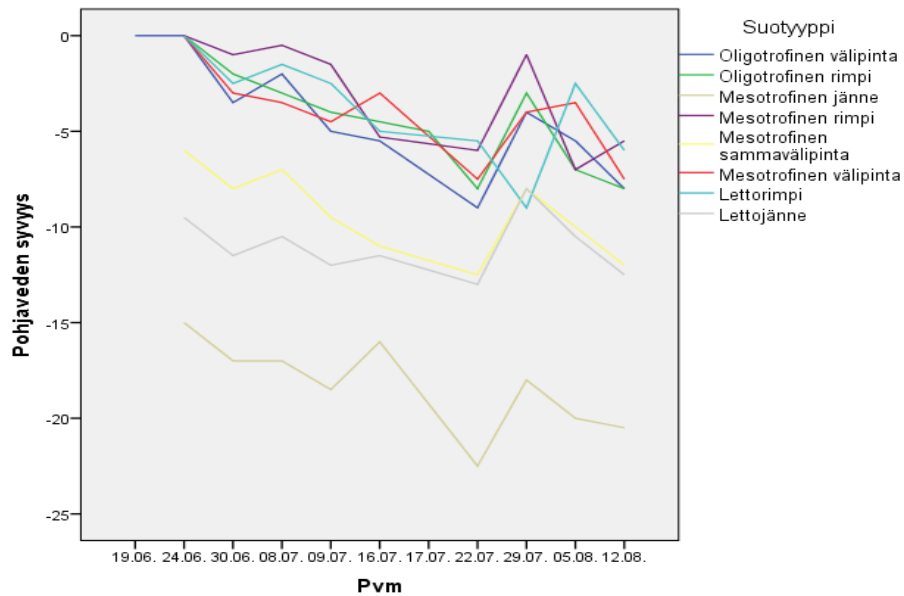
3.4.1 Respiraatioon vaikuttavat tekijät

Koko aineistolle sovitettun respiraatiomallin selitysaste oli $r^2 = 0,39$. Toisin sanoen 39 % respiraation vaihtelusta eri kammioiden välillä selittyi ilman lämpötilalla. Tämän mallin tuottamasta jäännösvaihtelusta selvitettiin muiden tekijöiden vaikutusta respiraatioon.

Monimuuttujaregressiossa respiraation jäännösvaihtelua selittivät tilastollisesti merkitsevästi putkilokasvien lehtialaindeksi ($P < 0,001$), vedenpinnan taso ($P < 0,001$), pintaturpeeseen haudatun oljen vapauttama hiili ($P < 0,001$) ja pintaturpeen hiilimäärä ($P = 0,003$). Respiraatio kasvoi lehtialaindeksin kasvaessa, vedenpinnan tason laskiessa (turpeen kuivuessa), oljen vapauttaman hiilimäärän kasvaessa (kuvaa hajottajien aktiivisuutta) ja pintaturpeen

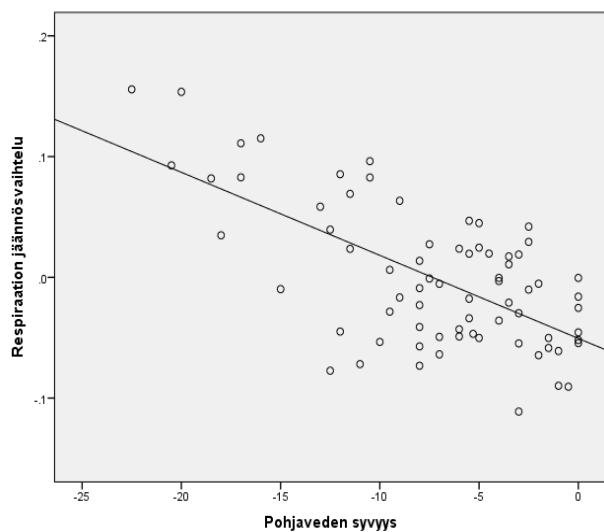
hiilimäärän laskiessa (kuva 19 a–d). Putkilokasvien lehtialaindeksi ja pohjaveden syvyys selittivät kahdestaan 64 % jäännösvaihtelusta. Maaperätekijät nostivat mallin selitysasteen 78 %:iin.

Pohjaveden syvyys suotyypeillä/kammioruuduilla laski kesän aikana kaikilla suotyypeillä (kuva 18). Kuvasta näkee myös, että mesotrofisella jänteellä on ollut kuivinta ja rimmillä kosteinta.

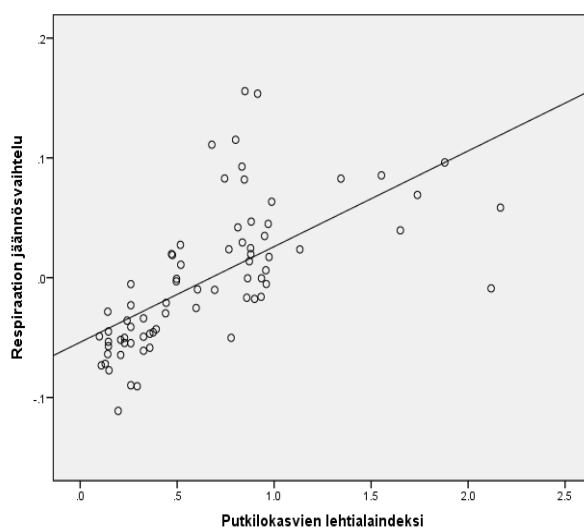


Kuva 18. Pohjaveden syvyyden vaihtelu tutkimusjakson yli suotyypeillä, joilla kammio mittaukset tehtiin.

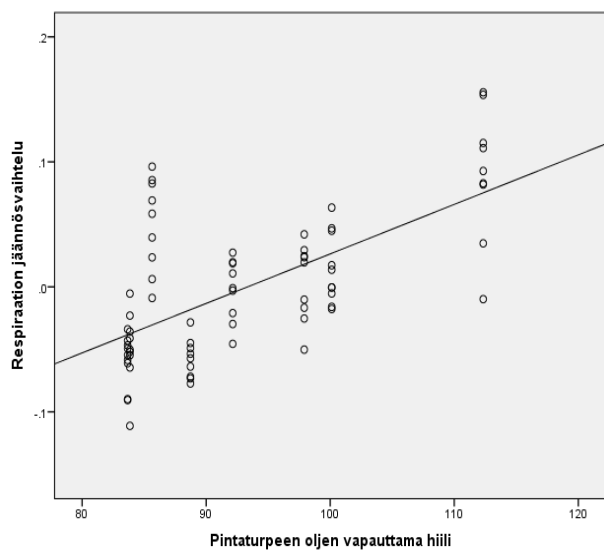
a) Pohjaveden syvyys



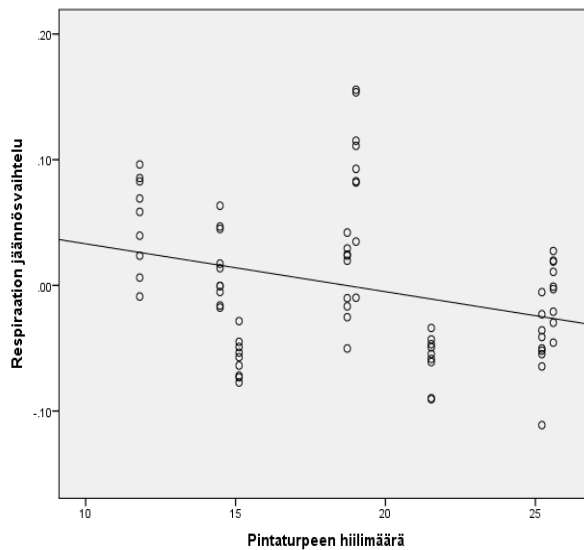
b) Putkilokasvien lehtialaindeksi



c) Pintaturpeen oljen vapauttama hiili



d) Pintaturpeen hiilimäärä

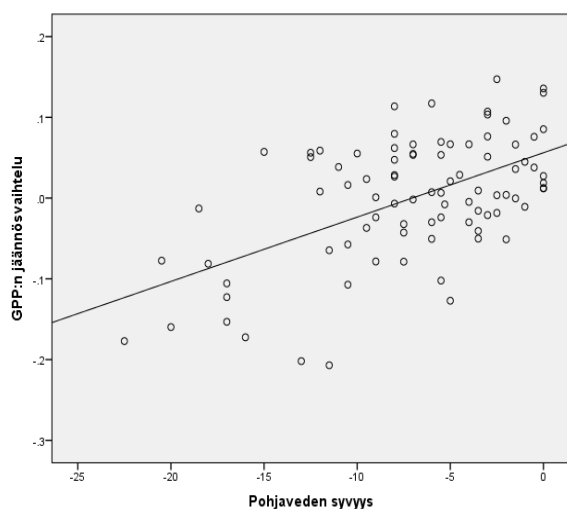


Kuva 19. Respiraation ($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) jännösvaihtelun riippuvuus a) pohjaveden (cm) syvyydestä, b) putkilokasvien lehtialaindeksistä ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$), c) pintaturpeen oljen vapauttamasta hiilestä ($\text{mg C/g kuiva-ainetta}$) ja d) pintaturpeen määrästä (g dm^{-3}). Analyysi on tehty kaikkien suotyyppien yli C-ruuduilta ja kammiomittauksista saatujen tietojen perusteella.

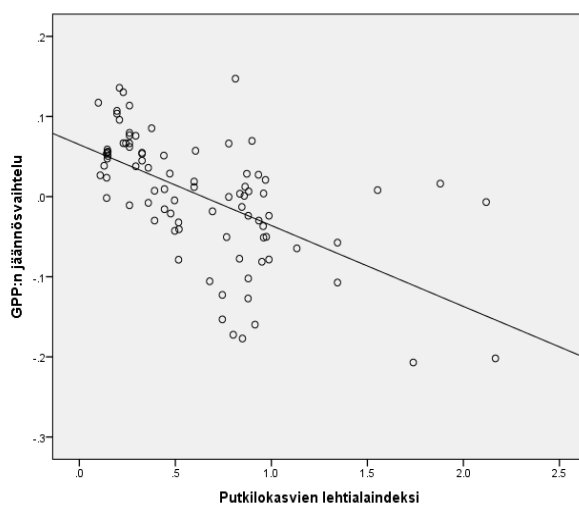
3.4.2 Bruttoprimäärituotantoon vaikuttavat tekijät

Koko aineistolle sovitetun fotosynteesimallin selitysaste oli 25 %, eli PAR selitti 25 % bruttoprimäärituotannon vaihtelusta. Monimuuttujaregressiossa bruttoprimäärituotannon jäännösvaihtelua selittivät tilastollisesti merkitsevästi putkilokasvien lehtialaindeksi ($P < 0,001$), pintaturpeeseen haudatun oljen massahävikki ($P = 0,004$) ja pohjaveden syvyys ($P < 0,001$). Putkilokasvien lehtialaindeksi ja pohjaveden syvyys selittivät kahdestaan 51 % bruttoprimäärituotannon jäännösvaihtelusta. Maaperätekijä nosti mallin selitysasteen 55 %:iin. bruttoprimäärituotanto kasvoi vedenpinnan tason laskiessa (turpeen kuivuessa), putkilokasvien lehtialaindeksin kasvaessa sekä pintaturpeen oljen massahävikin kasvaessa (kuvaa hajottajien aktiivisuutta) (kuva 20 a–c).

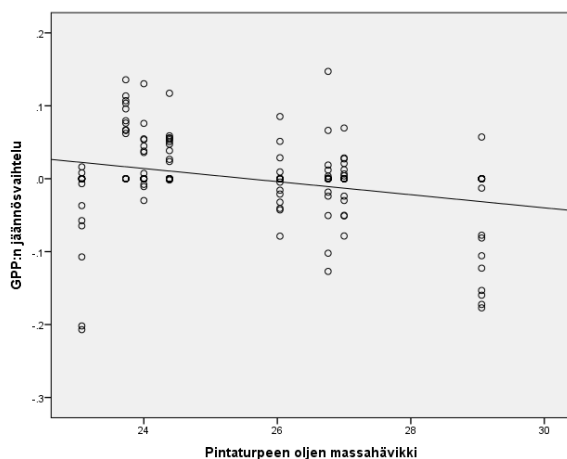
a) Pohjaveden syvyys



b) Putkilokasvien lehtialaindeksi

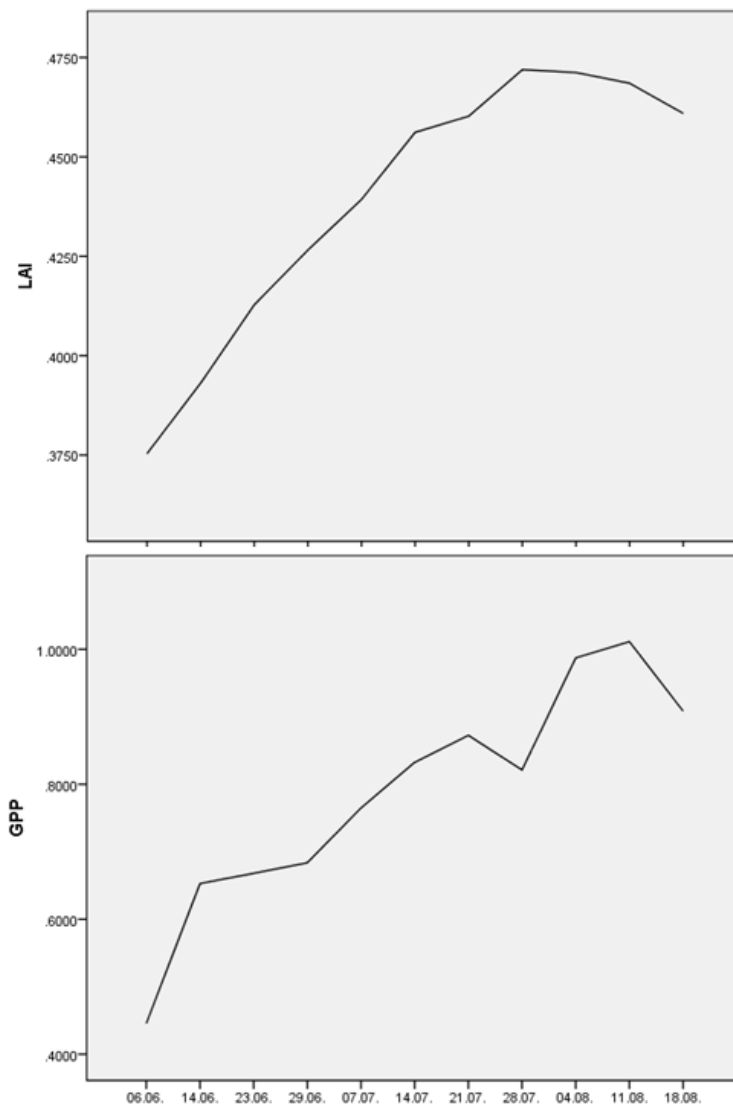


c) Pintaturpeen oljen massahävikki



Kuva 20. Bruttoprimäärituotannon (GPP, $\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) riippuvuus a) pohjaveden syvyydestä (cm), b) putkilokasvien lehtialaindeksistä ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$) ja c) pintaturpeen oljen massahävikistä (%). Analyysi on tehty kaikkien suotyyppien yli C-ruuduilta ja kammiomittauksista saatujen tietojen perusteella.

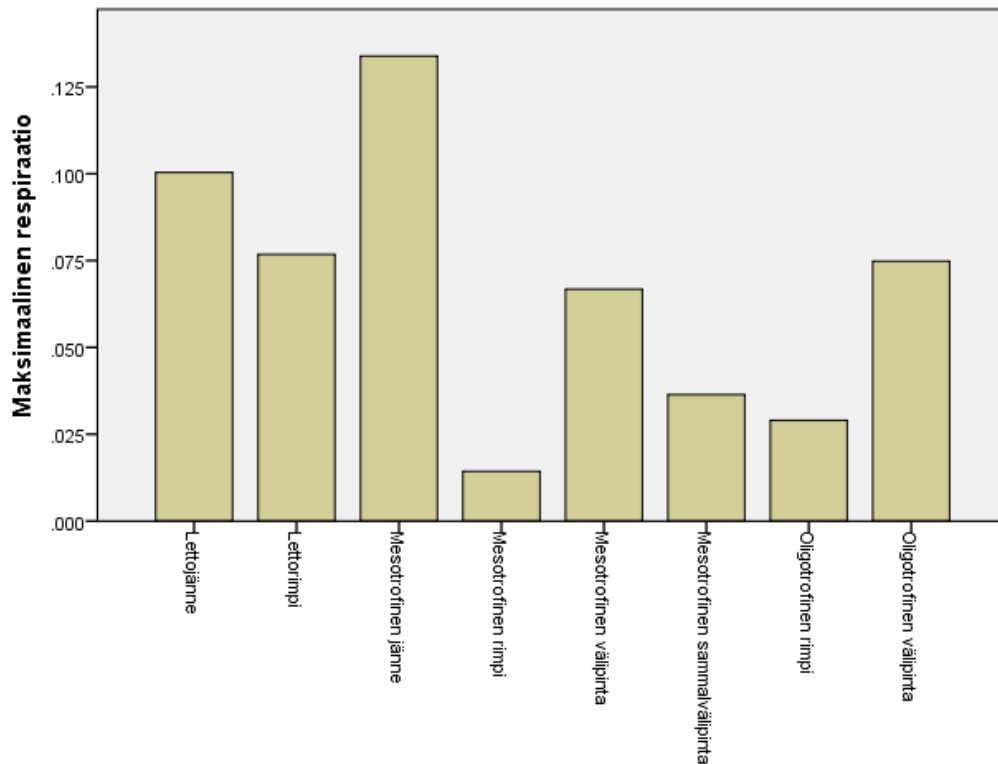
Kovarianssimenetelmällä mitattu bruttoprimäärituotanto ja sammalten ja putkilokasvien yhteenlaskettu lehtialaindeksi kasvoivat samankaltaisesti kesäkuun alusta heinäkuun loppuun. Heinäkuun viimeisinä päivinä GPP laski, mutta nousi huippuunsa elokuun 11. päivän tienoilla. Kasvien lehtipinta-alat olivat huipussaan kahta viikkoa aikaisemmin, heinäkuun lopussa (kuva 21).



Kuva 21. Sammalten ja putkilokasvien (pois luettuna puut) keskimääräisen lehtialaindeksin ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) ja koko suon bruttoprimäärituotannon (GPP, $\text{mg CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) kehitys kesän yli. Lehtialaindeksiä on laskettu fenologiaruuduille regressiomalleista saatujen yhtälöiden sekä ruuduilta mitattujen peittävyksien ja korkeuksien avulla. GPP on mitattu kovarianssimenetelmällä ja suhteutettu lukuun 1.

3.4.3 Respiraation perustaso ja bruttoprimäärituotanto

Eri kosteusluokissa respiraation perustaso oli korkeinta kuivimmissa oloissa (jätteet) ja vastaavasti pienintä märissä oloissa (rimmet). Suurinta respiraatio oli mesotrofisella jätteellä, noin neljänneksen suurempi kuin lettojätteellä. Pienintä respiraatio oli mesotrofisella rimmellä, mutta oligotrofisella rimmellä ja mesotrofisella sammalvälipinnalla oli myös alhaiset respiraation perustasot. Mesotrofinen ja oligotrofinen välipinta sekä lettorimpi olivat respiraatiokyvyltään samankaltaiset (kuva 22).



Kuva 22. Respiraation perustaso (mg CO₂ m⁻² s⁻¹) suotyypeittäin. Respiraation perustaso kuvaa kunkin suotyypin keskimääräistä respiraatiota, kun lämpötila on 10 °C.

Maksimaalinen bruttoprimäärituotanto ei ollut yhtä riippuvainen kosteudesta kuin respiraation kohdalla. Lettojätteellä oli suotyypeistä suurin maksimaalinen bruttoprimäärituotanto ja oligotrofisella välipinnalla toiseksi suurin. Heikoin bruttoprimäärituotanto oli mesotrofisella välipinnalla, jossa kasvoi lähes pelkästään rahkasammalta. Oligotrofisen rimmen maksimaalinen bruttoprimäärituotanto oli myös heikko (kuva 23).



Kuva 23. Maksimaalinen bruttoprimäärituotanto (GPP, mg CO₂ m⁻² s⁻¹) suotyypeittäin. Maksimaalinen GPP kuvaa potentiaalista fotosynteesitasoa optimaalisissa valolosuhteissa lehtialamaksimin aikaan keskikesällä. Mitä suurempi GPP-arvo on itseisarvoltaan, sitä suurempi on bruttofotosynteesikyky.

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1 Lehtialaindeksin ja biomassan ennustaminen

Chen ym. (2008) ja Ronkainen (2009) tutkivat regressioanalyysin soveltuvuutta ennustaa luotettavasti kasviryhmien biomassaa kasvien peittävyys- ja korkeustietojen avulla. Molemmissa tutkimuksissa ennusti kasviryhmän regressiomalli lehtialaindeksiä ja/tai biomassaa hyvin ja tundrakasvien korkeus selitti myös biomassaa ja/tai lehtialaindeksiä toisin kuin tässä tutkimuksessa, jossa vain vaivaiskoivun korkeus selitti lajin biomassaa. On mahdollista, että aapasuon ruohovartisten kasvien ja varpujen korkeusvaihtelut ovat pienempiä kuin tundralla, koska suolla kasvupaikkojen maaperätyypin ja pientopografinen vaihtelu on vähäisempää. Suokasvien peittävyydellä olisi siten suurempi merkitys kasvien biomassaan. Vaivaiskoivu on muita tutkittuja suokasveja korkeampi ja puuvartinen, mikä on voinut selittää sen korkeuden merkitsevyyden.

Kasvin korkeuden vaihtelu selitti lehtialaindeksin vaihtelua vaivaiskoivulla ja raatteella, mutta muilla ryhmillä vain peittävyys selitti lehtialaindeksiä merkitsevästi. Korkeammilla vaivaiskoivuilla on keskimäärin enemmän oksia ja lehtiä, mikä selittää parametrin merkitsevyyden vaivaiskoivun osalta. Raatteen korkeus mitattiin maan tasolta lehden kärkeen – mitä korkeampi sitä suuremmat ja pidemmät lehdet raatteella on. Toisaalta kurjenjalan korkeutta mitattiin samalla tavalla, mutta korkeus ei mallissa selittänyt lehtialaindeksiä merkitsevästi.

Vaikka vaivaiskoivun otoskoko oli pienin ($n = 10$) oli sillä kuitenkin suurimmat selityssasteet sekä biomassalle ($r^2 = 0,98$) että lehtialaindeksille ($r^2 = 0,97$). Havainnot sijoittuvat siis lähelle mallin regressiosuoraa (katso liitteet 1 ja 2) ja yhtälöiden avulla voi luotettavasti ennustaa vaivaiskoivun biomassaa ja lehtialaindeksiä, kun peittävyys ja korkeus ovat tiedossa.

Regressioanalyysin tulosten perusteella voi malleista saatujen yhtälöiden avulla melko luotettavasti ennustaa aapasuon kasviryhmien biomassaa ja lehtialaindeksiä. Biomassa- ja lehtialanäytteiden kerääminen vie paljon aikaa ja on haastavaa märissä olosuhteissa. Regressioanalyysin käyttö helpottaa ja nopeuttaa biomassan ja lehtialaindeksin mittaamista, kun niiden laskemiseen tarvitaan ainoastaan kasviryhmän peittävyys- ja/tai korkeustietoja. Toisaalta regressiomallinnetut yhtälöt voivat olla hyvin paikkasidonnaisia (Ronkainen 2009) eikä niitä välttämättä voi hyödyntää muilla aapasoilla Sodankylän ulkopuolella.

4.2 Lehtialaindeksi

4.2.1 Lehtialaindeksi kasviryhmittäin

Putkilokasvien keskimääräiset lehtialaindeksit laskettiin 17.–19.7. kerätyistä näytteistä. Kuvasta 11 nähdään, että silloin muut kasviryhmät raatetta ja kurjenjalkaa lukuun ottamatta olivat saavuttaneet suurimman lehtipinta-alansa. Raatteen ja kurjenjalan maksimaaliset lehtipinta-alat olisivat siten olleet myöhemmin kesällä suuremmat suhteessa muihin kasviryhmiin, kuin mitä kuva 10 antaa ymmärtää.

Sarakasveilla ja leväköllä oli putkilokasviryhmistä suurin lehtipinta-ala, mikä kuvastaa ryhmän runsautta suolla ja niiden tärkeää merkitystä turpeen muodostamisessa (Tahvanainen 2006). Sarakasveja ja leväkköä kasvoi kaikilla suotyypeillä, mutta suurin lehtialaindeksi mitattiin oligotrofiselta rimmeltä. Tällaiset saravaltaiset rimpinevat ovat runsaimmillaan juuri Metsä-Lapin aapasoilla (Laine ym. 2012), missä Halssiaapakin sijaitsee. Sarakasvit ja leväkkö –ryhmän lehtialaindeksi oli suurimmillaan heinäkuun loppupuolella. Inarin Kaamasen aapasuolla (Maanavilja ym. 2011) sekä saravaltaisella suolla Oulussa (Leppälä ym. 2008) mitattiin sarakasvien korkein lehtialaindeksi vastaavasti samoihin aikoihin.

Varpujen lehtialaindeksin kehitys oli karpalon ja vaivaiskoivun osalta olematonta ja suokukan osalta heikkoa kasvua. Maanavilja ym. (2011) eivät Kaamasen aapasuolla myöskään havainneet suurta ajallista vaihtelua varpujen lehtialaindeksissä. Tässä tutkimuksessa lehtialaindeksin laskemiseen käytettiin varpujen peittävyksiä. Suokukan kukinta ajoittui kesäkuun kahdelle ensimmäiselle viikolle, minkä jälkeen uusien lehtien kasvu lähti käyntiin. Peittävyyskartoituksissa oli otettu huomioon myös kukat, joten todellisuudessa suokukan lehtialaindeksi oli hiukan alhaisempi kesäkuun kahtena ensimmäisenä viikkona kuin mitä kuva 11 antaa ymmärtää. Koska kukkien lakastuminen ja lehtien kasvu tapahtuivat samoihin aikoihin kesäkuun loppupuolella, pysyi peittävyys hetken aikaa samana, mutta lähti kasvuun lehtien kehittyessä kesäkuun loppupuolella. Heikko lehtialaindeksin kasvu voi myös selittyä edellisvuosien lehdillä, joista osa lakastuu heinäkuun aikana (Backéus 1985).

Karpalo on ainavihanta varpu, jonka suikertavat versot osittain peittyvät kasvavan rahkasammalen alle. Uusien lehtien tuotto jää siten helposti huomaamatta suolla, mikä voi osittain selittää lehtialaindeksin olematonta kehitystä kesän aikana. Toinen mahdollinen selitys saattaa olla kasvun hidastuminen tai pysähtyminen lämpimissä olosuhteissa. Backéus (1985) havaitsi, että karpalon versojen pituuskasvu pysähtyi tehoisan lämpösumman ollessa 500–600 °Cvrk ja hidastui huomattavasti jo 400 °Cvrk. Kesällä 2014 lämpösumma suolla kohosi 400 °Cvrk 12. heinäkuuta ja 600 °Cvrk 25. heinäkuuta, mikä on voinut hidastuttaa tai pysähdyttää karpalon kasvun heinäkuun puolivälin jälkeen.

Vaivaiskoivu on kesävihanta kasvi, joka kasvattaa kaikki lehtensä uudestaan kesän alussa. Lehtien kehittyminen oli lähtenyt käyntiin jo toukokuussa ennen seurannan alkamista, mikä selittänee vähäisen muutoksen vaivaiskoivun lehtialaindeksissä myöhemmin kesällä. Keskiruotsalaisella suolla vaivaiskoivut aloittivat versojen kasvattamisen ja avasivat puolet lehdistään jo toukokuussa ja kasvu pysähtyi heinäkuussa (Backéus 1985). Kevolla vaivaiskoivujen kasvu lähti laskuun lämpösumman ollessa 400 °C, mikä kesällä 2014 Halssiaavalla vastasi heinäkuun puoliväliä. Vaivaiskoivu siis kehitti suuren osan lehdistään jo ennen seurannan alkamista ja lopetti luultavasti kasvunsa jo heinäkuussa, mikä selittänee olemattoman lehtialaindeksin kasvun.

Sammalten lehtialaindeksiä on tutkittu huomattavasti vähemmän kuin putkilokasvien, ja vain muutamissa tutkimuksissa on laskettu sammallajien lehtialaindeksiä (Bond-Lamberty & Gower 2006). Bond-Lamberty & Gower tutkivat kanadalaisen metsän sammallajistoa ja lehtialaindeksiä. Rahkasammalten keskimääräinen lehtialaindeksi oli n. $3,2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ 18,2 % peittävyydellä, mikä vastaa pitkälti Halssiaavalla mitattuja arvoja ($4,3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ 55 % peittävyydellä), kun peittävyyserot otetaan huomioon.

Sammalten, erityisesti rahkasammalten, lehtialaindeksit olivat huomattavasti suurempia kuin putkilokasvien. Suuri lehtialaindeksi ei ole tavatonta sammalilla (DeLucia ym. 2003). Sammalten peittävyys olivat keskimäärin suuremmat kuin putkilokasvien ja sammalten tiheä ja kerroksellinen kasvutapa nostaa lehtialaindeksiä. Sammalet myös hyötyvät suuresta lehtipinta-alasta. Paitsi että suuri pinta-ala tehostaa fotosynteesin valosidontaa (Whitehead & Gower 2001) voi se myös parantaa hiilidioksidin sidontaa (Proctor 2000). Sammalten lehdistä ei nimittäin ole ilmarakoja vaan hiilidioksidin diffuusio tapahtuu nesteessä (Rice & Giles 1996; Williams & Flanagan 1996). Suuri lehtipinta-ala voi siten nopeuttaa kaasun diffuusiota viherhiukkasiin.

4.2.2 Lehtialaindeksi suotyypeittäin

Pienimmät sammalten lehtialaindeksit mitattiin rimmiltä. Pieni lehtipinta-ala selittyy sillä, että osa rimmistä oli niin märkiä etteivät sammaleet voineet kasvaa niillä. Havaitut erot kuivien ja märkien suotyyppien välillä selittyy myös osittain lajikoostumuksella. Rahkasammalilla oli huomattavasti suurempi lehtialaindeksi muihin sammaliin verrattuna suuremman peittävyuden ja vankan muodon takia, ja siten rahkasammalvaltaisilla suotyypeillä oli myös suuri lehtialaindeksi. Esimerkiksi rahkasammalten lehtialaindeksi mesotrofisella jänteellä oli heinäkuussa $4,48 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, mutta sirppisammalilla vain $0,02 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ja ruskosammalilla $0,05 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ (liite 4.). Rimpinevat ovat rahkasammalille huonompi kasvualusta verrattuna välipintoihin ja jänteisiin korkean vedentason ja sen muutosten takia (Granath ym. 2010). Sirppisammalet ja ruskosammalet

taas ovat rahkasammalia keskimäärin paremmin sopeutuneet suon märempiin kohtiin (Kooijman & Whilde 1993; Gignac ym. 1991). Esimerkiksi mesotrofisen rimmen rahkasammalten lehtialaindeksi oli heinäkuussa $0,71 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ja sirppisammalten $0,97 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ (liite 4.) Ruskosammalia suotyypillä ei esiintynyt juuri lainkaan ($0,0028 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$).

Pienimmät putkilokasvien lehtialaindeksi-arvot saatiin märeiltä rimmiltä ja suurimmat arvot kuivemmilta mesotrofiselta jänteeltä. Samanlaisia tuloksia on saatu myös Kaamasen aapasuolta Inarista, jossa putkilokasvien lehtialaindeksi kasvoi, mitä kuivempi suotyyppi oli (Maanavilja ym. 2007). Varvut ja muut putkilokasvit ovat jänteille luonteenomaisia, sillä ne sietävät kuivuutta paremmin kuin sammalet tehokkaan johtosolukkonsa ansiosta. Monien putkilokasvien juuret eivät myöskään pärjää hapettomissa olosuhteissa märeillä rimmillä (Malmer ym. 1994).

Ravinteisuustaso (oligo-, meso- ja eutrofia/letto) ei vaikuttanut merkitsevästi sammalien ja putkilokasvien keskikesän lehtialaindekseihin lukuun ottamatta putkilokasveja oligotrofisella ja mesotrofisella jänteellä. Putkilokasveilla oli odotetusti pienempi lehtialaindeksi-arvo oligotrofisella kuin mesotrofisella jänteellä todennäköisesti alhaisemman ravinteisuustason takia. Niukkaravinteisella jänteellä pärjäsivät putkilokasveista paremmin vain sarakasvit ja leväkkö sekä suokukka (liite 4), jotka ovat sopeutuneet köyhään ja happamaan kasvualustaan (Small 1972; Laine ym. 2012).

4.3 Biomassa

4.3.1 Biomassa kasviryhmittäin

Biomassan ja lehtialaindeksin tulokset korreloivat osittain keskenään. Nyrkkisääntönä voi pitää, että mitä suurempi lehtipinta-ala kasviryhmällä tai suotyypillä on, sitä suurempi on myös biomassa (Goswami ym. 2015). Tämä ei kuitenkaan päde puuvartisiin lajeihin, kuten suokukkaan ja vaivaiskoivuun, joilla

merkittävä osa biomassasta on sitoutunut puuainekseen eikä lehtiin (Backéus 1985).

Vaivaiskoivun keskimääräinen biomassa koko suolta ($74,84 \text{ g m}^{-2}$) oli selvästi suurempi kuin muilla putkilokasveilla. Putkilokasvien keskimääräisissä lehtialaindekseissä ei kuitenkaan ollut yhtä suurta eroa vaivaiskoivun ja muiden putkilokasvien välillä. Tämä selittyy sillä, että suurin osa, jopa n. 75 %, vaivaiskoivun kesäaikaisesta ja maanpäällisestä biomassasta on sitoutunut lehtien sijasta puuvartiseen runkoon (Backéus 1985). Vaivaiskoivun biomassan fenologista muutosta tarkasteltaessa on vaivaiskoivun biomassa vastaavasti suurempi kuin karpalon, vaikka tilanne on päinvastainen lehtialaindeksin kohdalla. Karpalolla on siis suurempi keskimääräinen lehtipinta-ala, mutta vaivaiskoivun runkoon sitoutunut biomassa selittää vaivaiskoivun suuremman biomassan.

Sarakasvit ja leväkkö-ryhmällä sekä suokukalla oli lähes identtinen biomassan kehitys kesän yli. Niiden lehtialaindeksin kehitys ei kuitenkaan ollut samanlainen suokukan lehtialaindeksin pysyessä paljon tasaisempana kuin sarakasvien ja leväkön. Suokukan suhteessa suurempi biomassan kasvu lehtialaindeksiin verrattuna selittynee sillä, että osa biomassasta sitoutuu ja kertyy puuvartiseen runkoon lehtien sijasta kesän aikana. Backéuksen (1985) mukaan 32–41 % suokukan maanpäällisestä ja kesäaikaisesta biomassasta on sitoutunut sen puuvartiseen runkoon.

Suurin osa suon maanpäällisestä biomassasta koostui rahkasammalista ja toisiksi suurimmat ryhmät olivat sirppisammalet ja ruskosammalet. Sammalten biomassaa on tutkittu huomattavasti vähemmän kuin putkilokasvien (Bond-Lamberty & Gower 2006). Bond-Lamberty & Gower (2006) tutkivat kanadalaisen metsän sammallajiston biomassa ja heidän mittaamansa rahkasammalarvot (123 g m^{-2} 18,2 % keskimääräisellä peittävyydellä) vastasivat pitkälti tässä tutkimuksessa mitattuja arvoja (215 g m^{-2} 55 % peittävyydellä), kun peittävyyserot otetaan huomioon. Myös läntisellä siperialaisella avosuolla rahkasammalten biomassa (200–371 g m^{-2} riippuen suotyypistä) (Kosykh ym. 2007) oli melko samanlainen kuin tutkitulla aapasuolla.

4.3.2 Biomassa suotyypeittäin

Sammalten keskikesäiset biomassat olivat lehtialaindeksien lailla suuremmat jän-teillä ja välipinnoilla kuin rimmillä. Havaitut erot kuivien ja märkien suotyyppien välillä selittyy osittain lajikoostumuksella ja osittain sillä, että jotkut rimmistä olivat liian märkiä kasvualustoja sammalille. Kohdassa 4.2.2 *Lehtialaindeksi suotyypeittäin* on tarkemmin tarkasteltu näitä selittäviä tekijöitä.

Lettovälipinta oli suotuisa kasvualusta erityisesti rahkasammalille: heinäkuussa lettovälipinnalta mitattiin keskimäärin 310 g m^{-2} rahkasammalta ja 47 g m^{-2} ruskosammalta. Putkilokasvien biomassa lettovälipinnalla oli puolestaan heinäkuussa melko pieni (63 g m^{-2}) verrattuna mesotrofiseen jän-teeseen (153 g m^{-2}) (liite 3). Putkilokasvien vähäisempi esiintyminen (letto)välipinnalla voi johtua juuri rahkasammalten läsnäolosta. Suuri määrä hajoavaa rahkasammalta hidastaa typen ja kaliumin mineralisoitumista hitaan hajoamisen takia (Malmer ym. 1994). Rahkasammalvaltaisilla alueilla on siksi vähemmän ravinteita tarjolla putkilokasveille. Jän-teillä ja välipinnoilla esiintyy useammin kuivia kausia, jolloin typen ja kaliumin vapautuminen orgaanisesta aineksesta lisääntyy, mikä puolestaan hyödyttää putkilokasvien kasvua (Malmer ym. 1994) ja selittää niiden runsaampaa esiintymistä kuivemmillä suotyypeillä. Parempi ravinteiden ja hapen saatavuus selittävät putkilokasvien suurta biomassaa mesotrofisella jän-teellä. Samat tekijät selittänevät myös suurempaa putkilokasvibiomassaa mesotrofisella välipinnalla verrattuna mesotrofiseen ja oligotrofiseen rimpeen.

Koivu oli niin biomassaltaan, kappalemäärältään, ja kooltaan lähes samanlainen kaikilla jän-netyypeillä. Koivun lehtibiomassa oli mesotrofisella jän-teellä 8 g m^{-2} , kun muiden putkilokasvien (männyt pois luettuna) keskimääräinen kokonaisbiomassa mesotrofisella jän-teellä oli n. 200 g m^{-2} . Putkilokasvien kokonaisbiomassa on suurempi kuin niiden lehtibiomassa suokukan, karpalon ja vaivaiskoivun puuvartisuuden takia. Jos tämä seikka jätetään huomiotta, on putkilokasvien lehtibiomassa 25 kertaa suurempi kuin koivun mesotrofisella jän-teellä. Putkilokasvien lehtialaindeksi olisi siten karkeasti arvioituna 25 kertaa suurempi kuin koivun, eli koivulla on luultavasti vähäinen merkitys suon respiraatioon ja bruttoprimäärituotantoon putkilokasveihin verrattuna. Täytyy myös huomioda, ettei koivuja esiintynyt lainkaan välipinnoilla ja rimmillä, joten

puiden merkitys koko suon hiilenvaihdolle on vieläkin pienempi. Männyn neulasbiomassa oli koivun lehtibiomassaa paljon pienempi, joten männyn vaikutus suon hiilenvaihdolle on luultavasti todella vähäinen. Puiden biomassatietoja tullaan myöhemmin hyödyntämään suon kasvillisuuspeitteen luokittelussa satelliitti- ja ilmakuvilta suon kokonaishiilitaseen laskemiseksi kammio- ja tornimittauksiin perustuen.

4.4 Hiilidioksidimittaukset

4.4.1 Respiraatioon vaikuttavat tekijät

Halssiaavan respiraatioon vaikuttivat lämpötila, vedenpinnan korkeus, putkilokasvien lehtialaindeksi ja kaksi maaperän hajotusaktiivisuutta kuvaavaa muuttujaa. Lämpötilan vaikutus respiraatioon on yleisesti tunnettu (Chapin ym. 2011) ja tässäkin tutkimuksessa respiraatio riippui pääosin lämpötilasta. Lämpötila korreloi osittain vedenpinnan korkeuden, lehtialaindeksin ja maaperämuuttujien kanssa. Lämpötilan nousu kuivattaa yleensä suota ja lisää fotosynteesikykyä (toisin sanoen parantaa lehtien kasvua) tiettyynajaan asti. Lisäksi sillä on turpeen hajotustoimintaa nopeuttava vaikutus ja hajottajat myös viihtyvät paremmin kuivemmilla soilla. Lämpötilan nousulla on siten respiraatiota kasvattava vaikutus.

Tutkimuksessa respiraatio oli suurempaa kuivemmissa oloissa. Martikainen ym. (1995), Riutta ym. (2007) ja Uljas (2015) havaitsivat myös, että vedenpinnan lasku tai kuivemmat olosuhteet lisäävät suoekosysteemin respiraatiota. Veden kyllästävässä turpeessa hajottajien hapensaanti vaikeutuu ja kasvit ja mikrobit kuluttavat hapen nopeasti loppuun (Chapin ym. 2002), jolloin respiraatio vähenee. Havainto respiraation kasvusta kuivemmissa olosuhteissa selittynee siten pääosin turpeen kasvavalla hengityksellä.

Havaitut respiraatiot korreloivat positiivisesti oljesta vapautuneen hiilen määrän kanssa, mikä kertoo hajottajien aktiivisuuden merkityksestä. Mitä aktiivisempi ja

runsaslukuisempi hajottajapopulaatio on, sitä enemmän vapautuu hiilidioksidia. Oljesta vapautuneen hiilen ja havaitun respiraation välinen positiivinen yhteys saattaa kuitenkin osittain olla seurausta myös respiraation ja maan kuivuuden välisestä yhteydestä. Kuivemmissä ympäristöissä kuollut orgaaninen aine hajoaa nopeammin kuin märässä (Chapin ym. 2002) ja näissä ympäristöissä on keskimäärin myös suurempi lehtipinta-ala. Suurempi lehtipinta-ala lisää kasvien respiraatiota, mikä havaittiin suolla kasvavana kokonaishengityksenä.

Halssiaavalla havaittu respiraatio korreloi negatiivisesti pintaturpeen hiilimäärän kanssa. Negatiivinen kytkös selittyy sillä, että hajottajien aktiivisuus ja hiilen mineralisaatio ovat alhaisia märissä oloissa (Cassman & Munns 1980; Chapin ym. 2002), jolloin hiiltä pääsee kertymään turpeeseen. Rimmissä olikin suurimmat pintaturpeen hiilimäärät muihin suotyypppeihin verrattuna.

Kesän edetessä suo kuivui ja kasvien lehtipinta-ala kasvoi, mikä näkyi kasvavana lehtialaindeksinä. Putkilokasvien lehtialaindeksin kasvaessa respiraatiokin kasvoi, mutta sammalten ei havaittu vaikuttavan respiraatioon merkitsevästi. Myös Riutta ym. (2007) totesivat tutkimuksessaan sammalten respiraation olevan vähäistä putkilokasvien ja turpeen hengitykseen verrattuna. Yksi mahdollinen selitys sammalpeittävyys merkitsemättömyyteen voi liittyä peittävyys ja vedentason väliseen suhteeseen. Sammalpeittävyys korreloi pohjaveden syvyyden kanssa siten, että peittävyys kasvoi vedenpinnan laskiessa. Tilastomalleissa vedenpinnan taso selitti respiraatiota paremmin kuin sammalpeittävyys ja siksi sammalpeittävyys merkitsevyys jäi pois malleista, joissa vedenpinnan taso oli mukana. Lisäksi respiraatiotasoa vaihteli paljon 100 % sammalpeittävyyksillä, mikä alensi peittävyys merkitsevyyttä. Sammalpeittävyys on vaikea arvioida sammalten kerroksellisuuden takia. 100 % sammalpeittävyysellä on voinut olla hyvinkin vaihteleva määrä vihreää pinta-alaa ja biomassaa.

4.4.2 Bruttoprimäärituotantoon vaikuttavat tekijät

Valon määrä (PAR) selitti 25 % bruttoprimäärituotannon vaihtelusta. Valo on tärkein fotosynteesiin vaikuttava tekijä (Larcher 2003), mutta tässä tutkimuksessa oli myös putkilokasvien lehtipinta-alalla suuri merkitys fotosynteesiin.

Sammalpeittävyys ei tässä tutkimuksessa selittänyt bruttoprimäärituotantoa, mikä johtunee samasta syystä kuin respiraationkin kohdalla; sammalpeittävyys kasvaa vedenpinnan laskiessa. Tilastomalleissa vedenpinnan taso selitti tuotantoa paremmin kuin sammalpeittävyys ja siksi peittävyys merkittävästi hävisi mallissa, jossa vedenpinnan taso oli jo mukana.

Pintaturpeeseen haudatun oljen hajoamisen ja kasvien hiilensidonnan positiivinen yhteys kertoo siitä, että kasvit menestyvät parhaiten paikoilla, joissa mikrobien hajotustoiminta on aktiivista ja karike hajoaa nopeasti. Nopea hajotus takaa ravinteiden nopean kierron, jolloin typpeä ja muita kasveille tärkeitä ravinteita vapautuu niiden käyttöön. Tämä puolestaan edistää kasvien kasvua ja fotosynteesikykyä, mikä näkyi havaittuna hiilensidonnan kasvuna. Hajottajamikrobit sitovat toisaalta typpeä myös omaan käyttöönsä (Hodge ym. 2000), mikä saattaa selittää sen, miksi oljesta vapautunut typpi ei tutkimuksessa selittänyt merkittävästi hiilensidontaa.

Kasviryhmiä yhteenlasketun lehtialaindeksin ja suon bruttoprimäärituotannon kehitys kesän yli olivat melko samanlaiset (kuva 21). Odotusten mukaisesti bruttoprimäärituotanto ja lehtialaindeksin kasvu oli suurimmillaan kesäkuussa, mutta odotuksista poiketen bruttoprimäärituotanto saavutti huippunsa vasta elokuun alussa. Siikajoella (Leppälä ym. 2008) ja Siikanevalla (Riutta ym. 2007) oli erilaisten soiden bruttoprimäärituotanto suurimmillaan keskimäärin heinäkuun puolivälissä. On mahdollista, että heinä-elokuussa vallinnut lämmin säätila, joka näkyi keskimääräistä suurempana tehoisana lämpösummana, olisi pidentänyt kasvukautta ja luonut otolliset olosuhteet fotosynteesille siirtäen bruttoprimäärituotannon huippua muutamalla viikolla eteenpäin. Myös kesäkuun loppupuolella vallinnut kylmempi kausi on voinut viivyttää kasvua kesän alkupuoliskolla aiheuttaen myöhemmän bruttoprimäärituotannon huipun.

GPP-käyrän hetkellinen lasku heinäkuun lopulla selittynee lämpötilan laskulla: viikko ennen 29.7. havaittua minimiä oli hyvin lämmin (päivän ylimmät lämpötilat 24–29.4 °C), kunnes lämpötila laski heinäkuun 29. päivänä 12 asteeseen ja kohosi seuraavien päivien aikana takaisin hellelukumisiin. Kylmään sopeutuneet kasvit voivat yhteyttää 0–30 °C lämpötilassa ilman vaurioita (Regehr & Bazzaz 1976), mutta fotosynteesin optimilämpötila vaihtelee kasvilajin ja kasvuolosuhteiden mukaan (Berry & Björkman 1980). Tunturikoivun ja hieskoivun optimilämpötila yhteyttämisen kannalta on n. 25 °C (Hällgren ym. 1982), joten niiden ja joidenkin muiden suokasvien bruttoprimäärituotanto on voinut hidastua kylmänä ajanjaksona ja näkyä GPP-käyrän laskuna.

GPP:n saturoituminen ja nopea lasku elokuun alkupuoliskolla selittynevät lehtipinta-alalla. Kun lehtipinta-alaa on paljon, saturoituu lehtialan vaikutus fotosynteesiin varjostuksen takia. Tiheämmässä kasvustossa aluskasvillisuuden yhteyttäminen heikkenee eikä enää ole merkittävää ekosysteemin hiilitaseen kannalta, mikä näkyy GPP-kasvun hidastumisena (Chapin ym. 2002). Kuvassa 21 näkyvä lehtipinta-alan lasku heinäkuun lopulta alkaen vaikutti luultavasti myös bruttoprimäärituotannon laskuun. Suon bruttoprimäärituotantoon vaikuttavat myös jänteillä kasvavat matalat hieskoivut ja yksittäiset männyt ja kuuset, joiden lehtibiomassa oli vähäinen verrattuna putkilokasvien biomassaan (katso 4.3.2. *Biomassa suotyypeittäin*), joten luultavasti niiden merkitys suon kokonaistuotannossa on pientä. Tässä tutkimuksessa käytetyillä menetelmillä ei voi mitata pelkästään puiden ja ilmakehän välistä hiilidioksidin vaihtoa, mutta on olemassa lehtien ja oksien hiilen hiilenvaihtoa mittaavia laitteita, joilla asiaa voisi tulevaisuudessa tutkia.

4.4.3. Respiraation perustaso

Suurimmat respiraatiotasot havaittiin jänteillä ja muutenkin kuivemmat olot tuntuivat kasvattavan respiraatiota. Vedenpinnantason lisäksi respiraatiota selittivät suotyyppin lehtialaindeksi ja biomassa. Suurin keskimääräinen

respiraatiotaso oli mesotrofisilla jännteillä, joilla havaittiin myös suurin sammalten ja putkilokasvien yhteenlaskettu lehtialaindeksi. Mitä suurempi lehtialaindeksi sitä suurempi vaikutus sillä yleensä on respiraatioon (Chapin ym. 2011).

Vaikka mesotrofisella sammalvälipinnalla oli suuri yhteenlaskettu lehtialaindeksi ja se oli rimpää kuivempi, oli sen respiraatio lähes samalla tasolla kuin oligotrofisen rimmen, jonka yhteenlaskettu lehtialaindeksi oli suotyypeistä pienin. Mesotrofisen sammalvälipinnan suuri lehtialaindeksi selittyy lähes kokonaan rahkasammalilla. Voidaan siis päätellä, että rahkasammalten respiraatio on vähäistä putkilokasveihin verrattuna ja/tai suotyypin hajottaja-aktiivisuus vähäistä. Rahkasammalten vähäinen respiraatio voi johtua kuivuudesta, sillä sammalten merkitys ekosysteemin hiilenvaihdolle saattaa kuivuuden takia olla pienempi keskikesällä kuin kasvukauden alussa ja lopussa (Kivimäki ym. 2008). Kammiomittauksethan tehtiin 19.6.–12.8. välisenä aikana ja ajoittuivat siksi lähemmäs keskikesää. Kevät ja syksy on sammalille suotuisimmat olosuhteet korkean vedenpinnan tason ja vähäisen haihdunnan vuoksi (Moore ym. 2006).

Rimpien respiraation perustaso oli alhaisempi kuin välipintojen ja jänneiden, mutta lettorimmellä se oli selvästi suurempi kuin oligotrofisella ja mesotrofisella rimmellä ja lähellä välipintojen tasoa. Rimpien alhainen respiraatio selittyy määristä hapettomista oloista, joissa hajottajien toiminta, ja sitä kautta heterotrofien, hengitys hidastuu (Chapin ym. 2002). Lettorimmen suhteellisen suurta respiraatiota ei voida selittää vedenpinnan tasolla, koska se oli samankaltainen kaikilla rimmillä läpi kesän. Lettorimmellä oli sen sijaan suurempi putkilokasvien lehtialaindeksi ja biomassa (lähellä välipintojen arvoja) kuin muilla rimmillä, mikä selittänee lettorimmen suuremman respiraation.

4.4.4. Maksimaalinen bruttoprimäärituotanto

Lettojänteellä oli suotyypeistä suurin bruttoprimäärituotanto. Lettojänteellä oli myös suurin putkilokasvien lehtialaindeksi (erityisesti sarojen, suokukan, raatteen ja kurjenjalan suhteen) muihin suotyyppeihin verrattuna. Sarojen hiilensidonta on lehtipinta-alayksikköä kohden tehokkaampaa kuin sammalten ja varpujen (Leppälä ym. 2008), mikä osittain selittää lettojänteen suurta bruttoprimäärituotantoa. Oligotrofisella välipinnalla oli myös suhteellisen suuri bruttoprimäärituotanto, mitä myös selittää putkilokasvien suuri lehtialaindeksi.

Vaikka mesotrofisella jänteellä on suuri lehtialaindeksi ja biomassa, on sen bruttoprimäärituotanto huomattavasti pienempi kuin lettojänteen ja oligotrofisen välipinnan. Mesotrofisen jänteen kasvillisuus koostuu pääasiassa rahkasammalista. Rahkasammalten merkitystä bruttoprimäärituotantoon voidaan tarkastella mesotrofisen sammalvälipinnan avulla, jonka kasvillisuus koostui lähes pelkästään rahkasammalista. Mesotrofisella sammalvälipinnalla oli suotyypeistä heikoin bruttoprimäärituotanto, joten voidaan päätellä, että rahkasammalten fotosynteesikyky on putkilokasveja alhaisempi. Muutkin tutkimukset ovat todenneet, että rahkasammalla on putkilokasveja heikompi fotosynteesikyky (Leppälä ym. 2008; Laine ym. 2011) ja jos putkilokasveja on paljon, on sammalten merkitys hiilidioksidin vaihdossa pieni (Chapin ym. 2011). Heikko bruttoprimäärituotanto voi myös johtua keskikesän kuivemmista olosuhteista (Kivimäki ym. 2008) kuten respiraationkin kohdalla (katso 4.4.3 *Respiraation perustaso*). Oligotrofisen rimmen ja mesotrofisen sammalvälipinnan tuloksia verrattaessa toisiinsa huomataan, että molemmilla suotyypeillä on lähes yhtä suuret biomassa- ja lehtialaindeksi-arvot sarakasveille ja leväkölle, mutta oligotrofisella rimmellä ei kasva sammalia. Vaikka mesotrofisen sammalvälipinnan rahkasammalpeittävyys on 100 %, on sen bruttoprimäärituotanto vain hiukan oligotrofista rimpeä suurempi. Tämäkin havainto viittaa siihen, että rahkasammaleiden bruttofotosynteesikyky on putkilokasveja alhaisempi tutkitulla ajanjaksolla.

Toisaalta tulee kammiomittauksissa rahkasammalen fotosynteesikyky aliarvioiduksi, kun rahkasammalen hiilidioksidin vaihto tapahtuu lehden pinnalla olevan vesikerroksen läpi. Osa rahkasammalen käyttämästä hiilidioksidista on

peräisin sen omasta respiraatiosta, osa turpeen hajoamisesta ja osa ilmakehästä. Kammiomenetelmä mittaa vain ilmakehästä hyödynnettävän hiilen määrää eikä menetelmällä siksi havaita rahkasammalten fotosynteesin kokonaistehokkuutta (Smolders ym. 2001). Sitä, missä suhteessa rahkasammalet käyttävät hiilidioksidin eri lähteitä erilaisilla suo- tai kasvillisuustyypeillä ei ole tutkittu, joten on mahdotonta arvioida rahkasammalten todellista bruttoprimäärituotantoa tässä tutkimuksessa.

5. LUOTETTAVUUDEN TARKASTELU JA TUTKIMUKSEN ONGELMAT

Aineisto kerättiin yhden kesän aikana yhdeltä aapasuolta, joten tuloksia ei välttämättä voida suoraviivaisesti yleistää koskemaan aapasoita laajemmassa mittakaavassa ja pitemmällä aikajänteellä. Vuodet eroavat toisistaan muun muassa säiden osalta ja suotyyppien suhteelliset osuudet vaihtelevat eri aapasuokomplekseissa ja nämä molemmat tekijät vaikuttavat kasvien fenologiaan ja hiilidioksidin vaihtoon. Aineisto kerättiin melko kattavasti eri suotyypeiltä, mutta erityisesti oligotrofiselta jänteeltä, lettovälipinnalta ja lettojänteeltä olisi tarvittu kattavampia kasvillisuuskartoituksia. Kartoituspaikat valittiin järjestelmällisesti, mutta satunnaisesti ja säteittäin hiilidioksidin vaihtoa mittaavan maston ympäriltä. Tämä johti väistämättä siihen, että pienialaiset suotyypit jäivät aliedustetuiksi. Jälkeenpäin ajatellen olisi näille suotyypeille pitänyt sijoittaa ylimääräisiä kartoitusruutuja kattavamman aineiston takaamiseksi.

Kasvillisuuden peittävyysarvioinnit tein yksin, jotta peittävyystuloksia eri ruuduilta ja ajankohdilta voisi verrata keskenään. Peittävyyksien arviointikyky vaihtelee henkilöiden välillä ja siksi oli tärkeää, että yksi henkilö arvioi kaikki ruudut. On mahdollista, että minunkin arviointikykyäni hieman muuttui kesän aikana kokemuksen karttuessa, mikä on voinut vaikuttaa tuloksiin. Otin kuitenkin kaikista ruuduista valokuvan, josta tarkistin ja tarvittaessa korjasin poikkeavilta vaikuttaneet mittaukset.

Sammalpeittävyys olisi ehkä pitänyt arvioida siten, että peittävyys olisi voinut ylittää 100 %. Ruuduissa, joiden sammalpeittävyys oli 100 %, oli suurta biomassan ja lehtialaindeksin hajontaa, mikä viittaa vahvasti siihen, että ruutujen sammalpeittävyys on jäänyt aliarvioksi. Tämä hajonta vääristää myös biomassan ja lehtialaindeksin regressiomalleja. Jatkossa arvioisin sammalpeittävyys yli 100 % menevällä asteikolla, jotta peittävyydestä saataisiin totuudenmukaisempi käsitys.

Kasvien keskikorkeus mitattiin valitsemalla ruudusta edustava otos, 5–8 kasviyksilöä, ja laskemalla niistä ruudun keskimääräinen korkeus. Tällä menetelmällä tulee väistämättä jonkin verran poikkeavuutta kasviryhmän todellisesta keskikorkeudesta, mutta yksilöt pyrittiin valitsemaan siten, että ne edustaisivat keskimäärin kaikkia ruudun yksilöitä.

Hiilidioksidimittaukset kammionmenetelmällä aiheuttavat väistämättä haittaa suon kasvillisuudelle. Kaulusten asentaminen mittausaloja perustettaessa häiritsee eniten ruudun reunalla olevia kasveja sekä erityisesti varpuja, joiden laajat ja pitkälle suikertavat juuristot voivat vaurioitua (Maanavilja 2008). Kammion viikoittainen asettaminen kaulukseen ja kauluksen lähellä liikkuminen on myös voinut häiritä kasveja. Liikkumisen aiheuttamaa häiriötä pyrittiin minimoimaan rakentamalla pitkospuut mittausaloille. Silmämääräisesti kasvillisuus ruutujen sisällä ei kuitenkaan näyttänyt eroavan ympäröivästä kasvillisuudesta missään kesän vaiheessa, joten kammionmittaukset eivät luultavasti aiheuttaneet suurta häiriötä kasvillisuudelle. Kaulukset jätettiin suohon kesän lopussa tulevia tutkimuksia varten. Kaulusten aiheuttama vahinko on melko varmasti pienempi seuraavana kesänä ja vähenee ajan kuluessa.

Vihreän pinta-alan arvioimiseen skannauskuvien perusteella liittyy aina epätarkkuutta. Näytteiden skaus on työlästä ja aikaa vievää työtä, joten ajan säästön vuoksi kasvit jouduttiin asettelemaan osittain päällekkäin. Tällöin kuvankäsittelyohjelma ei pysty arvioimaan pimentoon jäävää vihreää pinta-alaa. Siksi arvioin jokaiselle skannauskuvalla silmämääräisesti ns. korjauskertoimen, eli arvion pimentoon jäävästä vihreästä osuudesta, joka myöhemmin lisättiin kokonaispinta-alaan. Korjauskertoimen arviointi oli hankalaa etenkin sarojen ja sammalten osalta, jotka oli aseteltu limittäin ja lomittain skannauskuvaan. Arvioin kuitenkin kaikki korjauskertoimet yksin, jotta aineisto olisi yhtenäinen eivätkä eri henkilöiden väliset arviointierot vaikuttaisi tuloksiin.

6. JOHTOPÄÄTÖKSET

Aapasuot ovat tärkeitä hiilinieluja ja ovat viimeisen holoseenin aikana sitoneet maailmanlaajuisestikin merkittävän määrän hiiltä maaperään. Hiilidioksidin vaihto aapasuon ja ilmakehän välillä perustuu kasvien yhteyttämiseen ja hengitykseen sekä turpeen hajoamiseen mikrobitoiminnan seurauksena (Alm ym. 1997). Kasvien yhteyttämistehoon vaikuttavat paitsi ympäristötekijät myös kasvien lehtipinta-ala ja biomassa sekä niiden fenologia. Aapasoiden fenologiaa ja funktionaalisten ryhmien biomassaa sekä lehtialaindeksiä on tutkittu melko vähän Suomessa ja tämä tutkimus antaa kuitenkin tärkeää lisätietoa aapasuon kasvillisuudesta, kehityksestä ja näiden vaikutuksesta respiraatioon ja bruttoprimäärituotantoon.

Kasvinäyteaineiston pohjalta laaditut regressiomallit selittivät kasviryhmien lehtialaindeksiä ja biomassaa hyvin. Niiden avulla voi aapasuon kasviryhmille ja suotyypeille laskea biomassa ja lehtialaindeksi, kun kasvien peittävyys ja korkeus ovat tiedossa. Regressiomallit ovat hyödyllisiä biomassan ja lehtialaindeksin laskemisessa, koska kasvinäytteiden kerääminen vie paljon aikaa ja on haastavaa märissä olosuhteissa. Tässä tutkimuksessa laadittuja regressiomalleja voi hyödyntää Halssiaavalla ja lähialueen aapasoilla tulevaisuudessa.

Vähiten lehtipinta-alaa oli rimmillä ja eniten kuivemmilla suotyypeillä, erityisesti mesotrofisella jännteellä putkilokasvien osalta ja lettovälipinnalla rahkasammalten osalta. Rimpinevat ovat rahkasammalille huonompi kasvualusta verrattuna välipintoihin ja jänteisiin korkean vedentason ja sen muutosten takia (Granath ym. 2010). Varvut ja muut putkilokasvit ovat taas sammalia paremmin sopeutuneet kuivemmille jännteille. Ne sietävät kuivuutta paremmin kuin sammalet tehokkaan johtosolukkonsa ansiosta. Monien putkilokasvien juuret eivät myöskään pärjäisi hapettomissa olosuhteissa märillä rimmillä (Malmer ym. 1994).

Kasvien nopein kasvu suolla tapahtui kesäkuussa. Biomassa ja lehtipinta-ala olivat suurimmillaan heinä-elokuun vaihteessa. Myös koko suon

bruttoprimäärituotanto oli suurimmillaan samoihin aikoihin, elokuun alussa, minkä jälkeen se lähti laskuun. Raate, kurjenjalka, suokukka ja sarakasvit ja leväkkö-ryhmä noudattivat vastaavanlaista kasvukäyrää, mutta vaivaiskoivulla ja karpalolla ei havaittu biomassan ja lehtialaindeksin kasvua kesän aikana.

Suotyyppien respiraatioon vaikuttivat lämpötila, vedenpinnan korkeus, putkilokasvien lehtialaindeksi ja kaksi maaperämuuttujaa. Odotusten mukaisesti saravaltaisilla ja kuivemmilla suotyypeillä oli suurempi bruttoprimäärituotanto ja respiraatiotaso kuin märkien rimprien kasviyhteisöillä. Suurta respiraatiota selittivät hyvin lehtialaindeksi, biomassa sekä suotyyppien vedenpinnan taso. Rahkasammalten merkitys bruttoprimäärituotantoon ja respiraatioon oli vähäistä verrattuna putkilokasveihin. Rahkasammalten vähäinen respiraatio ja heikko bruttoprimäärituotanto voivat osittain johtua keskikesän kuivuudesta.

Halssiaavalla jatketaan kovarianssi- ja kammiomenetelmämittauksia tulevana vuosina ja tarkoitus on myös jatkaa kasvillisuuden kartoittamista samalta tutkimusalueelta. Vertaamalla kesän 2014 tuloksia tuleviin kesiin voidaan vuosien välistä vaihtelua tutkia ja mahdollisesti selvittää aapasuon pitkäaikaisia kasvillisuusmuutoksia sekä muutoksia hiilidioksidin vaihdossa suon ja ilmakehän välillä. Jatkotutkimuksissa tullaan selvittämään varastoivatko vai vapauttavatko tietyt suotyyppit enemmän hiilidioksidia kuin toiset kesän aikana, mikä on koko suon nettovirtaus ja miten kasvillisuus ja siinä tapahtuvat muutokset vaikuttavat näihin taseisiin.

7. KIITOKSET

Haluan kiittää pääohjaajaani Tarmo Virtasta sekä sivuohjaajiani Mika Aurelaa, Juha Mikolaa ja Timo Penttilää asiantuntevasta ja kärsivällisestä ohjauksesta. Maiju Linkosalmi auttoi tutkimuksen suunnittelussa ja maastotöiden alkuvaiheessa, joten iso kiitos siitä! Harjoittelijat Aurélie Songy ja Julien Dubourdieu olivat korvaamaton apu aineiston keräämisessä ja heidän kanssaan oli ilo työskennellä hyttysten ja paarmojen keskellä. Lisäksi haluaisin kiittää Ilmatieteen laitoksen Lapin ilmatieteellisestä tutkimuskeskusta majoituksen järjestämisestä ja Luonnonvarakeskusta ja Ilmatieteen laitosta välineiden lainaamisesta. Kiitos vielä Ilmatieteen laitokselle tutkimuksen rahoittamisesta ja mahdollisuudesta saada viettää ikimuistoinen kesä yöttömässä yössä.

8. LÄHTEET

8.1 Kirjallisuus

- Alm, J., Talanov, A., Saarnio, S., Silvola, J., Ikkonen, E., Aaltonen, H., Nykänen, H. & Martikainen, P. 1997: Reconstruction of carbon balance for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. — *Oecologia* 110: 423-431.
- Auer, V. 1920: Über die Entstehung der Stränge auf den Torfmooren. — *Acta Forestalia Fennica* 12(2): 1-145.
- Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, Ü., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A., Martin, P., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grünwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R. & Vesala, T., 2000: Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: the EUROFLUX methodology. — *Advances in Ecological Research* 30: 113-175.
- Aurela, M. 2005: Carbon dioxide exchange in subarctic ecosystems measured by a micrometeorological technique. — Väitöskirja, *Finnish Meteorological Institute contributions* 51, Yliopistopaino. 39 s.
- Aurela, M., Tuovinen, J. P. & Laurila, T. 1998: Carbon dioxide exchange in a subarctic peatland ecosystem in northern Europe measured by the eddy covariance technique. — *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 103: 11289-11301.
- Aurela, M., Laurila, T. & Tuovinen, J. 2001: Seasonal CO₂ balances of a subarctic mire. — *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 106: 1623-1637.
- Aurela, M., Laurila, T. & Tuovinen, J. P. 2002: Annual CO₂ balance of a subarctic fen in northern Europe: Importance of the wintertime efflux. — *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 107: 4607.
- Aurela, M., Laurila, T. & Tuovinen, J-P. 2004: The timing of snow melt controls the annual CO₂ balance in a subarctic fen. — *Geophysical Research Letters* 31: L16119, doi: 10.1029/2004GL020315.
- Aurela, M., Riutta, T., Laurila, T., Tuovinen, J-P., Vesala, T., Tuittila, E-S., Rinne, J., Haapanala, S. & Laine, J. 2007: CO₂ exchange of a sedge fen in southern Finland – the impact of a drought period. — *Tellus* 59(B): 826-837.
- Aurela, M., Lohila, A., Tuovinen, J-P., Hatakka, J., Riutta, T. & Laurila, T. 2009: Carbon dioxide exchange on a northern boreal fen. — *Boreal Environment Research* 14: 699-710.

- Backéus, I. 1985: Aboveground production and growth dynamics of vascular bog plants in central Sweden. — Väitöskirja. *Acta phytogeographica Suecica* 74. Uppsala universitet, Stockholm. 102 s.
- Baldocchi, D. 2003: Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. — *Global Change Biology* 9: 479–492.
- Bergman, I., Svensson, B. & Nilsson, M. 1998: Regulation of methane production in a Swedish acid mire by pH, temperature and substrate. — *Soil Biology and Biochemistry* 30: 729–741.
- Bernard, J. 1976: The life history and population dynamics of shoots of *Carex rostrata*. — *Journal of Ecology* 64(3): 1045–1048.
- Bernard, J., Solander, D. & Kvet, J. 1988: Production and nutrient dynamics in *Carex* wetlands. — *Aquatic Botany* 30: 125–147.
- Berry J. & Björkman O. 1980: Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. — *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 31: 491–543.
- Bonan, G., Pollard, D. & Thompson, S. 1992: Effects of boreal forest vegetation on global climate. — *Nature* 359: 716–718.
- Bonn, A., Holden, J., Parnell, M., Worrall, F., Chapman, P., Evans, C., Termansen, M., Beharry-Borg, N., Acreman, M., Rowe, E., Emmett, B. & Tsuchiya, A. 2008: Ecosystem services of peat — Phase 1. Defra, Iso-Britannia. 141 s.
- Bond-Lamberty B. & Gower S. 2006: Estimation of stand-level leaf area for boreal bryophytes. — *Oecologia* 151(4): 584–592.
- Botch, M. & Masing, V. 1983: Mire ecosystems in the U.S.S.R. — Teoksessa: Gore, A. J. P. (toim.), *Ecosystems of the World 4B: Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Alankomaat. s. 95–152.
- Bubier, J., Bhatia, G., Moore, T., Roulet, N. & Lafleur, P. 2003a: Spatial and temporal variability in growing-season net ecosystem carbon dioxide exchange at a large peatland in Ontario, Canada. — *Ecosystems* 6: 353–367.
- Bubier, J., Crill, P., Mosedale, A., Frolking, S. & Linder, E. 2003b: Peatland responses to varying interannual moisture conditions as measured by automatic CO₂ chambers. — *Global Biogeochemical Cycles* 17: 1066.
- Bubier, J., Frolking, S., Crill, P. & Linder, E. 1999: Net ecosystem productivity and its uncertainty in a diverse boreal peatland. — *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 104: 27683–27692.
- Bubier, J., Moore, T. & Roulet, N. 1993: Methane emissions from wetlands in the Midboreal Region of Northern Ontario, Canada. — *Ecology* 74: 2240–2254.

- Cassman K. & Munns D. 1980: Nitrogen mineralization as affected by soil moisture, temperature and depth. — *Soil Science Society of America* 44: 1233-1237.
- Chapin, F., III, Bret-Harte, M., Hobbie, S. & Zhong, H. 1996: Plant Functional Types as Predictors of Transient Responses of Arctic Vegetation to Global Change. — *Journal of Vegetation Science* 7(3): 347-358.
- Chapin, F., III, Matson, P. & Mooney, H. 2002: Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York. 436 s.
- Chapin, F., III, Matson P. & Vitousek, P. 2011: Principles of terrestrial ecosystem ecology. — 2. Painos. Springer, New York. 520 s.
- Chen, W., Li, J., Zhang, Y., Zhou, F., Koehler, K., Leblanc, S., Fraser, R., Olthof, I., Zhang, Y. & Wang, J. 2009: Relating biomass and leaf area index to non-destructive measurements in order to monitor changes in Arctic vegetation. — *Arctic* 62: 281-294.
- Defoliart, L., Griffith, M., Chapin, F, III & Jonasson S. 1988: Seasonal Patterns of Photosynthesis and Nutrient Storage in *Eriophorum vaginatum* L., an Arctic Sedge. — *Functional Ecology* 2(2): 185-194.
- DeLucia, E., Turnbull, M., Walcroft, A., Griffin, K., Tissue, D., Glenn, D. McSeveny, T. & Whitehead, D. 2003: The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate rainforest. — *Global Change Biology* 9(8): 1158-1170.
- Enroth, J., Bell, N., von Cräutlein, M., He, X., Huttunen, S., Hyvönen, J., Korpelainen, H., Laaka-Lindberg, S., Laukka, T., Lehtonen, M., Olsson, S., Piippo, S., Ryömä, R., Valkonen, J., Vasander, H. & Virtanen, R. 2011: Sammalten valtakunta. — *Luonnon Tutkija* 115: 120-145.
- Eurola, S. 1999: Kasvipeitteemme alueellisuus. Oulanka Reports 22. — Oulun yliopistopaino, Oulu. 116 s.
- Eurola, S., Huttunen, A. & Kukko-oja, K. 1995. Oulanka Reports 22. — Oulun yliopistopaino, Oulu. 85 s.
- Gignac, L., Vitt, D., Zoltai, S. & Bayley, S. 1991: Bryophyte response surfaces along climatic, chemical, and physical gradients in peatlands of western Canada. — *Nova Hedwigia* 53: 27-71.
- Gore, A. J. P. 1983: Introduction. Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor. — Teoksessa Gore, A. J. P. (Toim.): *Ecosystems of the world 4A, General studies*. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam, Alankomaat. s. 1-34.
- Gorham, E. 1991: Northern peatlands: Role in the carbon balance and probable responses to climatic warming. — *Ecological Applications* 1: 182- 195.

- Goswami, A., Gamon, J., Vargas, S. & Tweedie C. 2015: Relationship of NDVI, biomass, and Leaf Area Index (LAI) for six key plant species in Barrow, Alaska. — *PeerJ PrePrints* 3:e1127.
- Granath, G., Strengbom, J. & Rydin, H. 2010: Rapid ecosystem shifts in peatlands: linking plant physiology and succession. — *Ecology* 91: 3047-3056.
- Harazono, Y., Mano, M., Miyata, A., Zulueta, R. & Oechel, W. 2003: Inter-annual carbon dioxide uptake of a wet sedge tundra ecosystem in the Arctic. — *Tellus B* 55: 215-231.
- Hodge, A., Robinson, D. & Fitter, A. 2000: Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? — *Trends in Plant Science* 5(7): 304-308.
- Hällgren, J-E., Sundbom, E. & Strand, M. 1982: Photosynthetic responses to low temperature in *Betula pubescens* and *Betula tortuosa*. — *Physiologia Plantarum* 54: 275-282.
- Jeffrey, S., Baldocchi, A. & D. 2001: Terrestrial Higher Plant Respiration and Net Primary Production. — Teoksessa Roy, J., Saugier, B. & Mooney, H. (Toim.): Terrestrial Global Productivity. Academic Press. San Diego, Yhdysvallat. 573 s.
- Kauppi, P., Tomppo, E. & Ferm, A. 1995: C and N storage in living trees within Finland since 1950s. — *Plant and Soil* 168-169: 633-638.
- Keränen, S., Kalpio, S., Pyhäjärvi & Torvinen, A. 2001: *Aapasuo – Kasvien maailma*. — Metsähallitus, Vantaa. 4 s.
- Keuskamp, J., Dingemans, B., Lehtinen, T., Sarneel, J. & Hefting, M. 2013: The Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. — *Methods in Ecology and Evolution* 4: 1070-1075.
- Kivimäki, S., Yli-Petäys, M. & Tuittila, E.-S. 2008: Carbon sink function of sedge and Sphagnum patches in a restored cut-away peatland: increased functional diversity leads to higher production. — *Journal of Applied Ecology* 45: 921-929.
- Kooijman, A. & Whilde, J. 1993: Variation in growth rates between populations of *Scorpidium scorpioides* with different habitats. — *Journal of Bryology* 17: 567-577.
- Kosykh, N., Koronatova, N. Naumova, N. & Titlyanova, A. 2007: Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia. — *Wetlands Ecology and Management* 16(2): 139-153.
- Koutaniemi, L. 1999: Twenty-one years of string movements on the Liippasuo aapa mire, Finland. — *Boreas* 28: 521-530.
- Kulonen, A. 2013: Topografian, maaperän ja geomorfologian vaikutukset putkilokasvien paikalliseen lajirunsauteen arktis-alpiinisessa

ympäristössä. — Pro gradu -tutkielma. Geotieteiden ja maantieteen laitos, Helsingin yliopisto. 123 s.

- Laine, A., Sottocornola, M., Kiely, G., Byrne, K., Wilson, D. & Tuittila, E.-S. 2006: Estimating net ecosystem exchange in a patterned ecosystem: an example from a blanket bog. — *Agricultural and Forest Meteorology* 138: 231–243.
- Laine, A., Juurola, E., Hájek, T. & Tuittila, E.-S. 2011: Sphagnum growth and ecophysiology during mire succession. — *Oecologia* 167: 1115–1125.
- Laine, J. Vasander, H., Hotanen, J.-P., Nousiainen, H., Saarinen, M. & Penttilä, T. 2012: Suotyyppit ja turvekankaat. — Metla. Helsingin yliopisto. Metsäkustannus. Hämeenlinna. 159 s.
- Larcher, W. 2003: Physiological Plant Ecology. — Springer. Berlin Heidelberg, Saksa. 513 s.
- Lasslop, G., Reichstein, M., Papale, D., Richardson, A., Arneth, A., Varr, A., Stoy, P. & Wohlfahrt, G. 2009: Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation. — *Global Change Biology* 16(1): 187–208.
- Leppälä, M., Kukko-oja, K., Laine, J. & Tuittila, E.-S. 2008: Seasonal dynamics of CO₂ exchange during primary succession of boreal mires as controlled by phenology of plants. — *Ecoscience* 15: 460–471.
- Lloyd, J. & Taylor, J. 1994: On the Temperature Dependence of Soil Respiration. — *Functional Ecology* 8(3): 315–323.
- Lundell, R. 2011: Overwintering ecology of northern field layer plants – snow and photosynthesis in *Vaccinium vitis-idaea* L. — Väitöskirja. Biotieteiden laitos. Helsingin yliopisto. 62 s.
- Maanavilja, L. 2008: Pohjoisen aapasuon kasvillisuustyyppien hiilidioksidinvaihto. — Pro gradu -tutkielma, Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Helsingin yliopisto. 77 s.
- Maanavilja, L., Riutta, T., Aurela, M., Pulkkinen, M., Laurila, T. & Tuittila, E.-S. 2011: Spatial variation in CO₂ exchange at a northern aapa mire. — *Biogeochemistry* 104: 325–345.
- Malmer, N., Svensson, B. & Wallén, B. 1994: Interactions between Sphagnum mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 483–496.
- Mark, A., Johnson, P., Dickinson, K. & Mcglone, M. 1995: Southern-Hemisphere Patterned Mires, with Emphasis on Southern New-Zealand. — *Journal of the Royal Society of New Zealand* 25: 23–54.
- Martikainen, P., Nykänen, H., Alm J. & Silvola J. 1995: Change in fluxes of carbon dioxide, methane and nitrous-oxide due to forest drainage of mire sites of different trophic. — *Plant Soil* 169: 571–577.

- Maunu, M. & Virtanen, K. 2005: Suot ja turvekerrostuma — Teoksessa Johansson, P. & Kujansuu, R. (Toim.) 2005: *Pohjois-Suomen maaperä*. Geologian tutkimuskeskuksen julkaisu. Espoo, Suomi. 236 s.
- Miller, P., Lanier, W. & Brandt, S. 2001: Using Growing Degree Days to predict plant stages. — *Montana State University, Extension Service* 7: 1-8.
- Moore, T., Lafleur, P., Poon, D., Heumann, B., Seaquist, J. & Roulet, N. 2006: Spring photosynthesis in a cool temperate bog. — *Global Change Biology* 12: 2323-2335.
- Oechel, W., Hastings, S., Vourlitis, G., Jenkins, M., Riechers, G., & Grulke, N. 1993: Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. — *Nature* 361: 520-526.
- Pearson, M., Penttilä, T., Harjunpää, L., Laiho, R., Laine, J., Sarjala, T., Silvan, K. & Silvan, N. (hyväksytty julkaistavaksi): Consequences of temperature rise and water table level drawdown on greenhouse gas fluxes of boreal sedge fens. — *Boreal Environment Research*. 30 s.
- Pirinen, P., Simola, H., Aalto, J., Kaukoranta, J-P., Karlsson, P. & Ruuhela, R. 2012: *Tilastoja Suomen ilmastosta 1981-2010*. — Raportteja 2012:1. Ilmatieteen laitoksen julkaisu, Helsinki. s. 50-51.
- Portner, H., Bugmann, H. & Wolf, A. 2010: Temperature response functions introduce high uncertainty in modelled carbon stocks in cold temperature regimes — *Biogeosciences* 7: 3669-3684.
- Posio, P. 2009: Aapasoiden sydämessä. — Pelkosenniemi Life-hanke. Lapin yliopistopaino, Rovaniemi. 23 s.
- Proctor M. 2000: Physiological ecology. — Teoksessa: Shaw, A. & Goffinet B. (Toim.) 2000: *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press. Cambridge, Iso-Britannia. S. 225-247.
- Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 2012: Biometria: tilastotiedettä ekologeille. — Kymmenes painos. Gaudeamus Helsinki University Press, Helsinki. 569 s.
- Regehr D. & Bazzaz F. 1976: Low temperature photosynthesis in successional winter annuals. — *Ecology* 57: 1297-1303.
- Rice S. & Giles L. 1996: The influence of water content and leaf anatomy on carbon isotope discrimination and photosynthesis in *Sphagnum*. — *Plant, Cell and Environment* 19: 118-124.
- Riutta, T., Laine, J., Aurela, M., Rinne, J., Vesala, T., Laurila, T., Haapanala, S., Pihlatie, M. & Tuittila, E.-S. 2007: Spatial variation in plant community functions regulates carbon gas dynamics in a boreal fen ecosystem. — *Tellus* 59B: 838-852.
- Ronkainen T. 2009: Biomassa ja hiilidioksidivuo erilaisilla kasvupaikoilla Euroopan puoleisen Venäjän tundralla. — Pro gradu -tutkielma. Metsäekologian laitos. Helsingin yliopisto. 55 s.

- Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D., Imeson, A., Liu, C., Menzel, A., Rawlins, S., Root, T., Seguin, B. & Tryjanowski, P. 2007: Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. — Teoksessa: Parry, M., Canziani O. Palutikof, J., van der Linden, P. & Hanson, C. (toim.), *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge, Iso-Britannia. s. 79-131.
- Ruuhijärvi, R. 1960: Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. — *Annales Botanici Societatis Zoologicae Botanici Fennici 'Vanamo'* 31: 1–360.
- Ruuhijärvi, R. 1983: The Finnish mire types and their regional distribution. — Teoksessa: Gore, A. J. P. (toim.), *Ecosystems of the World 4 B Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor. Regional Studies*. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam, Alankomaat. s. 47-68.
- Rydin, H. & Jeglum, J. 2006: *Biology of peatlands*. — Oxford University Press. New York, Yhdysvallat. 360 s.
- Sallantausta, T. 2006: Mire ecohydrology in Finland. — *The Finnish Environment* 23: 105–118.
- Seppä, H. 2002: Mires of Finland: Regional and local controls of vegetation, landforms and long-term dynamics. — *Fennia* 180: 1-2, 43-60.
- Seppälä, M. & Koutaniemi, L. 1985: Formation of a string and pool topography as expressed by morphology, stratigraphy and current processes on a mire in Kuusamo, Finland. — *Boreas* 14: 287-309.
- Shaver, G., Billings, W., Chapin, F., III, Giblin, A., Nadelhoffer, K., Oechel, W. & Rastetter, E. 1992: Global change and the carbon balance of arctic ecosystems. — *BioScience* 61: 415-435.
- Shaver, G., Johnson, L., Cades D., Murray, G., Laundre J., Rastetter E., Nadelhoffer, K. & Giblin A. 1998: Biomass and CO₂ flux in wet sedge tundras: Responses to nutrients, temperature and light. — *Ecological Monographs* 68: 75-97.
- Silander, J., Vehviläinen, B., Niemi, J., Arosilta, A., Dubrovin, T., Jormola, J., Keskisarja, V., Keto, A., Lepistö, A., Ollila, M., Pajula, H., Pitkänen, H., Sammakorpi, I., Suomalainen, M. & Veijalainen, N. 2006: Climate change adaptation for hydrology and water resources. FINADAPT Working Paper 6. — Suomen ympäristökeskuksen moniste 336. Helsinki. 52 s.
- Sjörs, H. 1990: Divergent successions in mires, a comparative study. — *Aquilo Ser. Botanica* 28: 67-77.
- Small, E. 1972. Water relations of plants in raised sphagnum peat bogs. — *Ecology* 53: 726—728.

- Smolders, A., Tomassen, H., Pijnappel, H., Lamers, L. & Roelofs, J. 2001: Substrate-derived CO₂ is important in the development of *Sphagnum* spp. — *New Phytologist* 152: 325-332.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M. Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K., Tignor, M. & Miller, H. 2007: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. Cambridge, Iso-Britannia ja Yhdysvallat. 1007 s.
- Starr, M., Hartman, M. & Kinnunen, T. 1998. Biomass functions for mountain birch in the Vuoskojärvi Integrated Monitoring area. — *Boreal Environment Research* 3: 297-303.
- Strack, M., Waddington, J., Rochefort, L. & Tuittila, E.-S. 2006: Response of vegetation and net ecosystem carbon dioxide exchange at different peatland microforms following water table drawdown. — *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences (2005-2012)* 111: Issue G2.
- Tahvanainen T. 2006: Suoluonto Pohjois-Karjalassa. — Pohjois-Karjalan luonnonsuojelupiiri ry:n esite. Joensuu.
- Tahvanainen, T. 2011: Abrupt ombrotrophication of a boreal aapa mire triggered by hydrological disturbance in the catchment. — *Journal of Ecology* 99: 404-415.
- Tahvanainen, T., Sallantausta, T., Heikkilä, R. & Tolonen, K. 2002: Spatial variation in mire surface water chemistry and vegetation in northeastern Finland. — *Annales Botanici Fennici* 39: 235-251.
- Thomas, K., Benstead, J., Davies, K. & Lloyd, D. 1996: Role of wetland plants in the diurnal control of CH₄ and CO₂ fluxes in peat. — *Soil Biology and Biochemistry* 28: 17-23.
- Tuomenvirta, H. & Drebs, A. 2006: Muuttuva Lapin ilmasto. — *Metlan työraportteja* 25: 7-13.
- Turunen, J. 2003: Past and present carbon accumulation in undisturbed boreal and subarctic mires: a review. — *Suo* 54: 15-28.
- Turunen, J., Tomppo, E., Tolonen, K. & Reinikainen, A. 2002: Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland - application to boreal and subarctic regions. — *The Holocene* 12: 79– 90.
- Uljas, S. 2015: Keidassuoekosysteemin kasviyhteisötyyppien hiilidioksidinvaihto. — Pro gradu –tutkielma, Itä-Suomen yliopisto. 63 s.
- Varmola, M. & Vuokila, E. 1986. Pienten mäntyjen tilavuusyhtälöt ja -taulukot. Tree volume functions and tables for small-sized pines. — *Folia Forestalia* 652. 24 s.
- Waddington, J., & Roulet, N. 2000: Carbon balance of a boreal patterned peatland. — *Global Change Biology* 6: 87–97.

- Wahlström, E., Hallanaro, E-L. & Manninen, S. 1996: *Suomen ympäristön tulevaisuus*. — Suomen ympäristökeskus. Edita. Helsinki. 272 s.
- Welker, J., Fanhnestock, J., & Jones, M. 2000: Annual CO₂ flux in dry and moist arctic tundra: Field responses to increases in summer temperatures and winter snow depth. — *Climate Change* 44: 139-150.
- Whitehead D., Gower S. 2001: Photosynthesis and light-use efficiency by plants in a Canadian boreal forest ecosystem. — *Tree Physiology* 21: 925-929.
- Wigley, T. 1991: A simple inverse carbon cycle model. — *Global Biochemical Cycles* 5(4): 373-382.
- Williams, T. & Flanagan, L. 1996: Effect of changes in water content on photosynthesis, transpiration and discrimination against ¹³CO₂ and C¹⁸O¹⁶O in *Pleurozium* and *Sphagnum*. — *Oecologia* 108: 38-46.
- Wullschleger, S., Epstein, H., Box, E., Euskirchen, E., Goswami, S., Iversen, C., Kattge, J., Norby, R., van Bodegom, P. & X., Xiaofeng. 2014: Plant functional types in Earth system models: past experiences and future directions for application of dynamic vegetation models in high-latitude ecosystems. — *Annals of Botany* 5: 1-16.
- Zhou, L., Tucker, C., Kaufmann, R., Slayback, D., Shabanov, N. & Myneni, R. 2001: Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. — *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 106: 20069-20083.

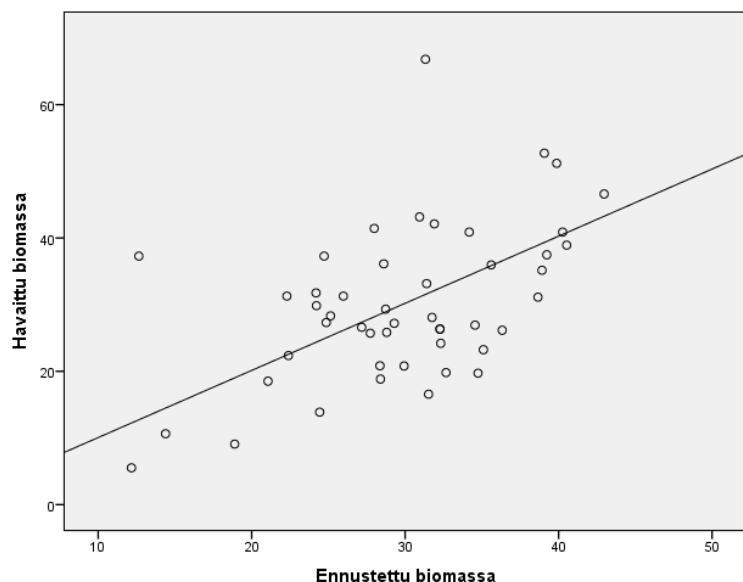
8.2 WWW-sivut

- | | | | | | | |
|---|-------------|----------------------|-----------|--------|----------|------------|
| Kasvukausi | 2014, | Ilmatieteen | laitoksen | sivut. | Viitattu | 25.9.2014. |
| http://ilmatieteenlaitos.fi/kasvukausi-2014 | | | | | | |
| Terminen | kasvukausi, | Ilmatieteenlaitoksen | | sivut. | Viitattu | 25.9.2014. |
| http://ilmatieteenlaitos.fi/terminen-kasvukausi | | | | | | |

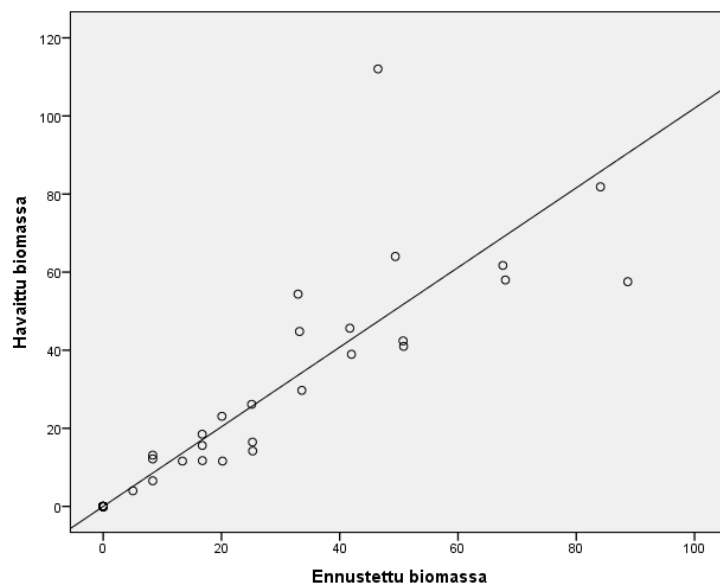
9. LIITTEET

Liite 1. Regressiomallien kaaviot, jotka esittävät havaitun ja ennustetun **biomassan** (g m^{-2}) välistä suhdetta. Havaitun biomassan sekä kasvien peittävyys- ja/tai korkeusaineiston pohjalta laadittiin jokaiselle kasviryhmälle (a - i) yhtälö, joka parhaiten selittää ryhmän biomassaa. Yhtälöt on koottu taulukkoon 5. Yhtälöiden avulla voidaan arvioida suotyypin biomassaa, mikäli funktionaalisten ryhmien peittävyydet ja/ tai korkeudet ovat tiedossa.

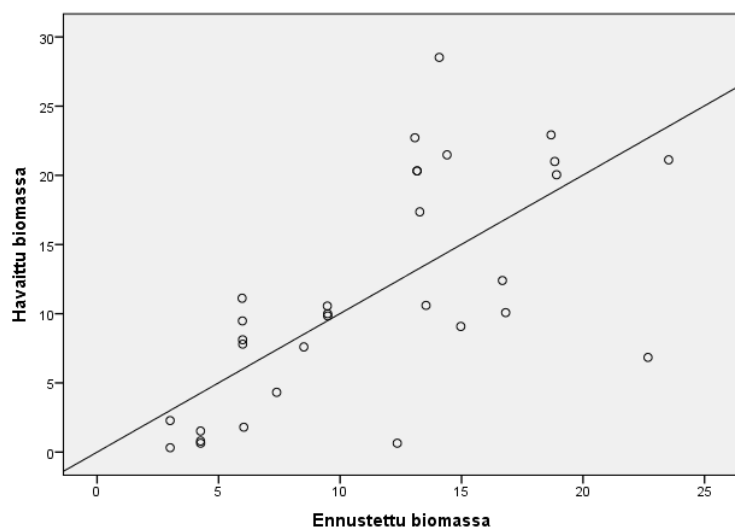
a) Sarakasvit ja leväkkö



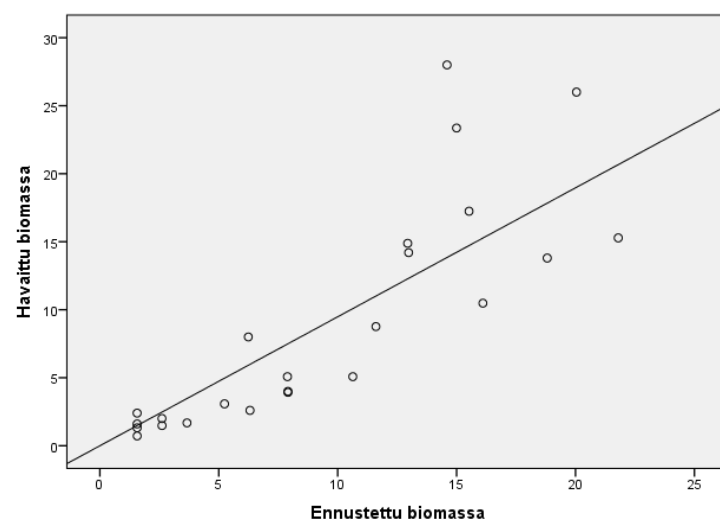
b) Suokukka



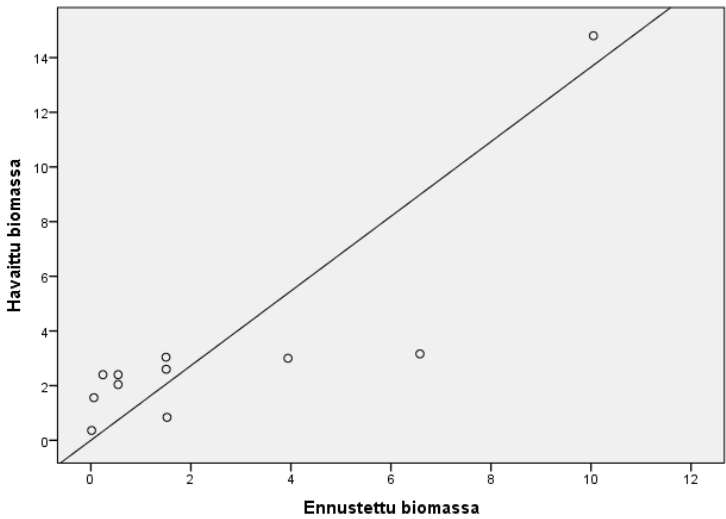
c) Karpalo



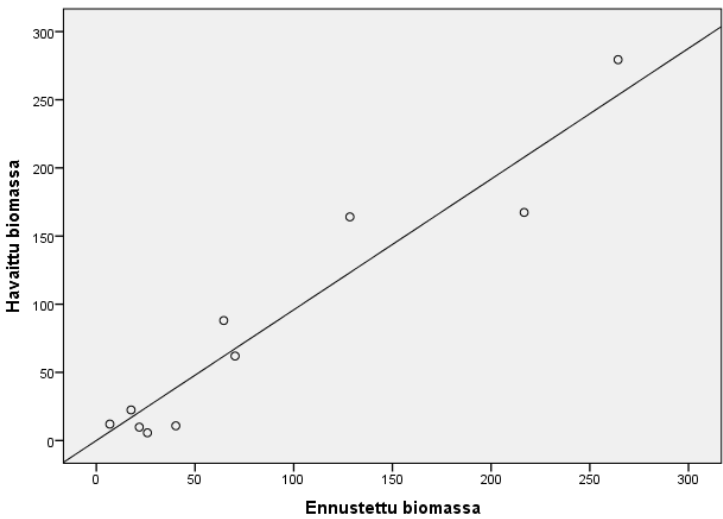
d) Raate



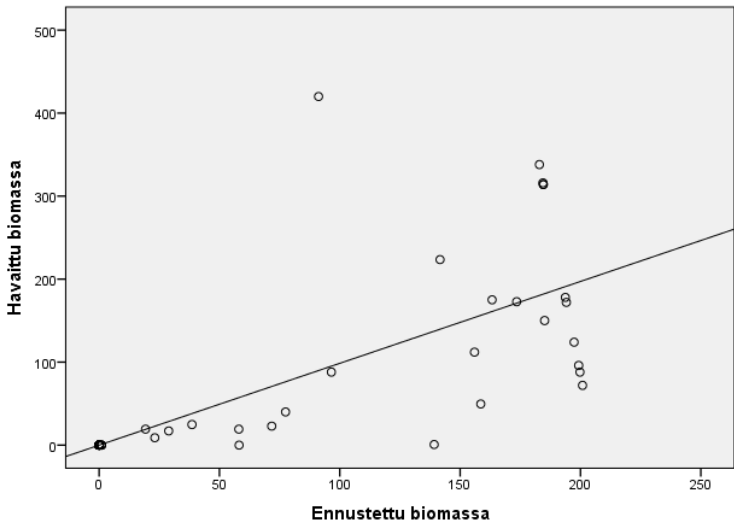
e) Kurjenjalka



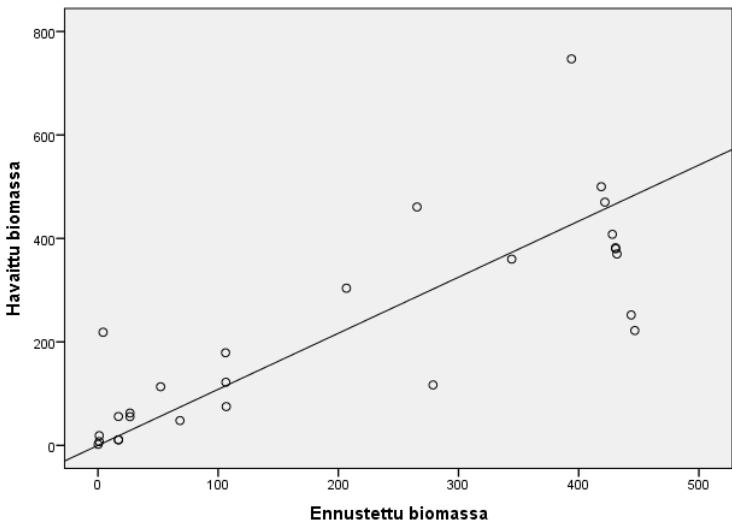
f) Vaivaiskoivu



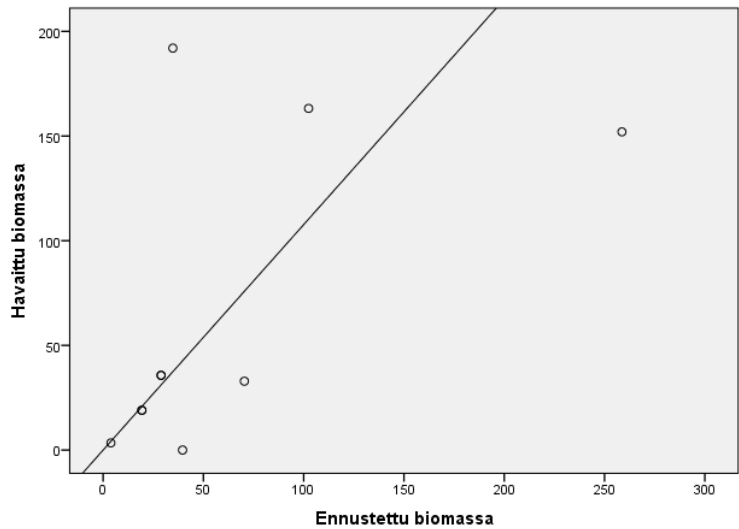
g) Sirppisammalet



h) Rahkasammalet

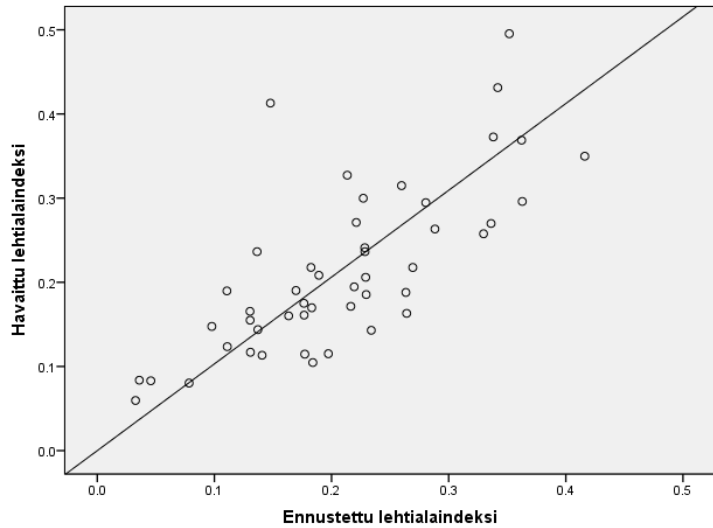


i) Ruskosammalet

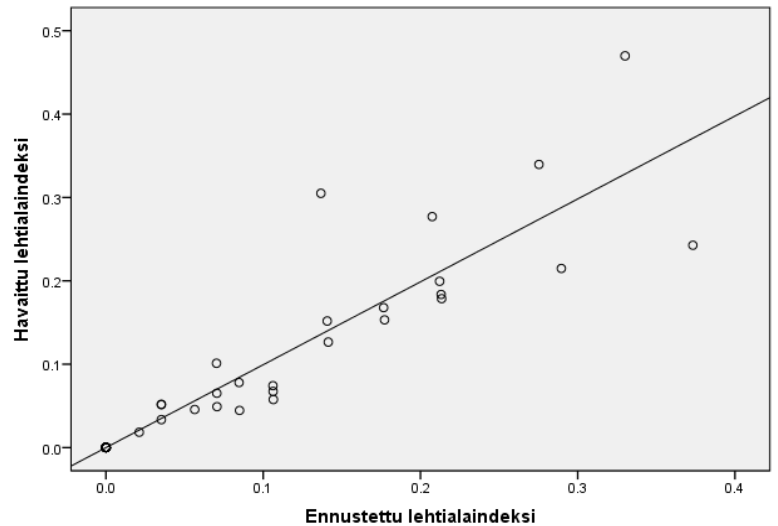


Liite 2. Regressiomallien kaaviot, jotka esittävät havaitun ja ennustetun **lehtialaindeksin** ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) välistä suhdetta. Havaitun lehtialaindeksin sekä kasvien peittävyys- ja/tai korkeusaineiston pohjalta laadittiin jokaiselle kasviryhmälle (a - i) yhtälö, joka parhaiten selittää ryhmän lehtialaindeksiä. Yhtälöt on koottu taulukkoon 4. Yhtälöiden avulla voidaan arvioida suotyyppin lehtialaindeksi, mikäli funktionaalisten ryhmien peittävyydet ja/ tai korkeudet ovat tiedossa.

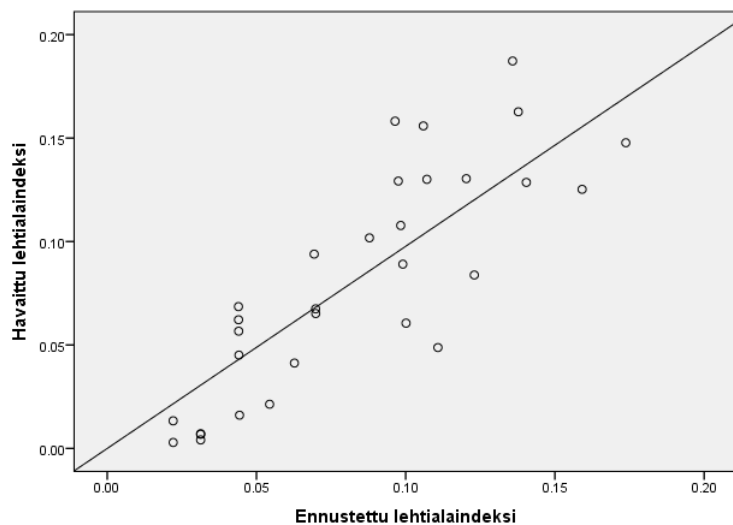
a) Sarakasvit ja leväkkö



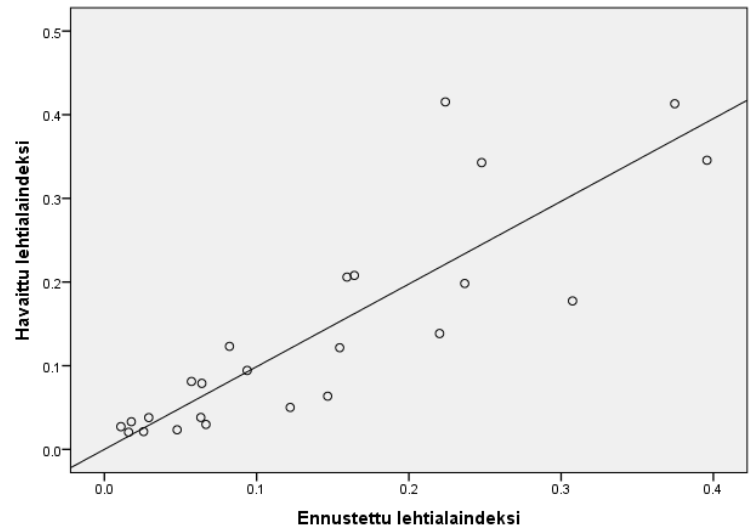
b) Suokukka



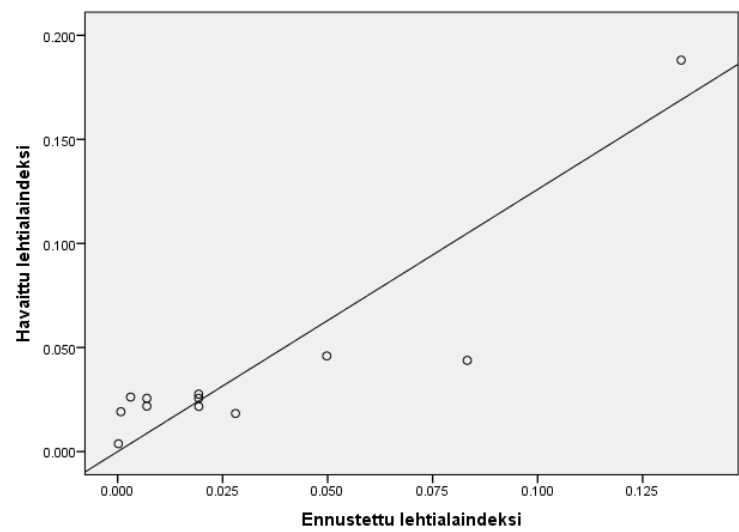
c) Karpalo



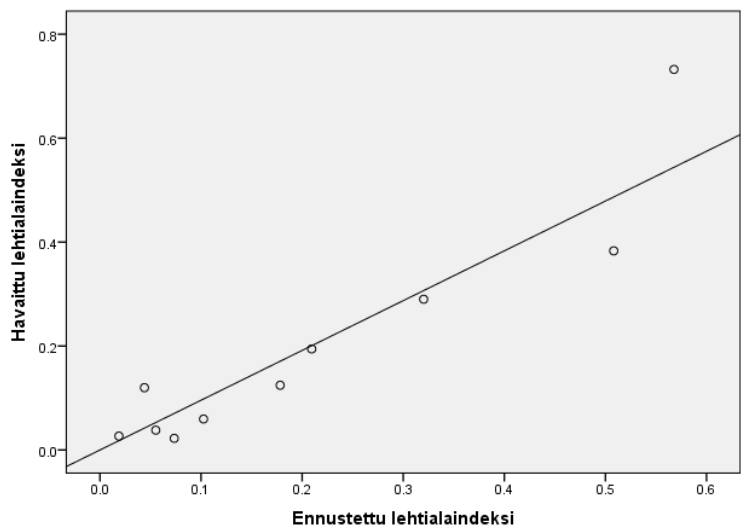
d) Raate



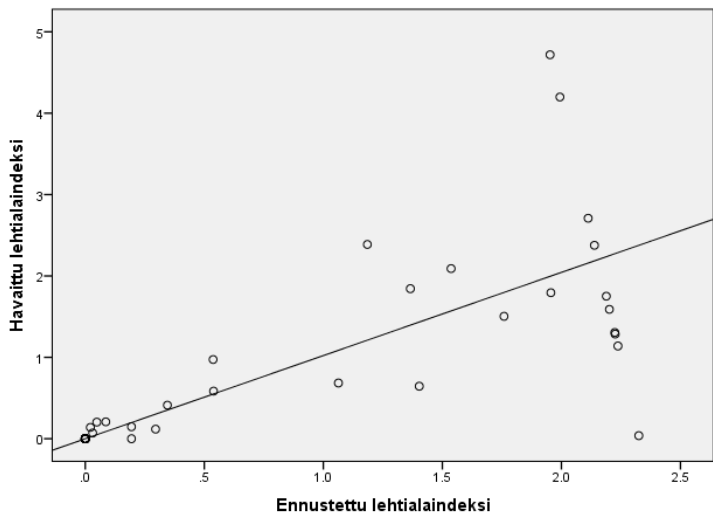
e) Kurjenjalka



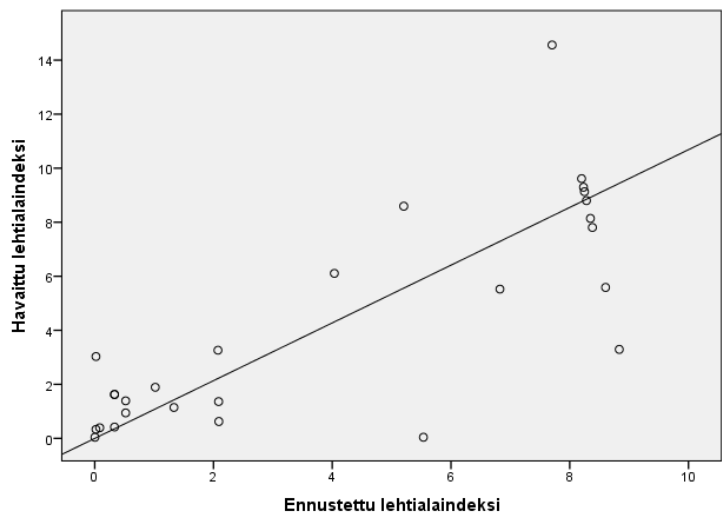
f) Vaivaiskoivu



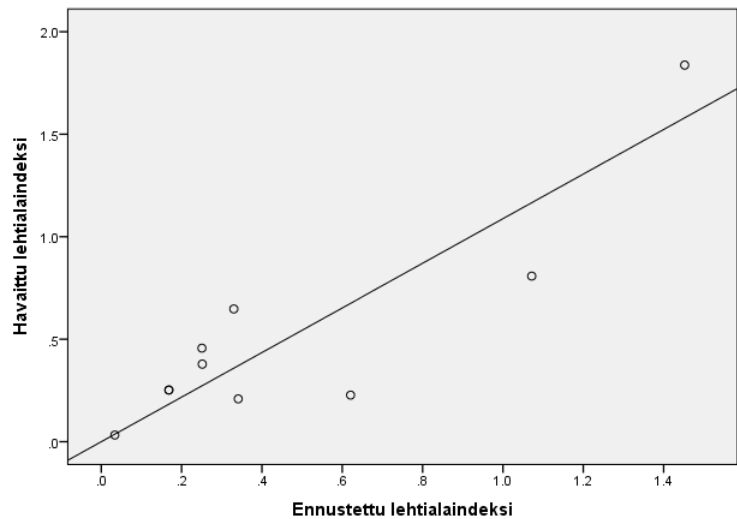
g) Sirppisammalet



h) Rahkasammalet



i) Ruskosammalet



Liite 3. Keskimääräinen **biomassa** (g m⁻²) kasviryhmittäin ja suotyypeittäin alku-(1)(10.–12.6.), keski-(2)(17.–19.7.) ja loppukesällä (3)(19.–20.8.). Biomassat on laskettu regressiomalleista saatujen yhtälöiden avulla.

Suotyyppi	Aika		Sirppisammalet	Rahkasammalet	Ruskosammalet	Sarakasvit ja leväkkö	Vaivaiskoivu	Suokukka	Karpalo	Raate	Kurjenjalka
Lettorimpi	1	Mean	90.07	.00	.00	22.05	.00	.00	4.87	1.57	.00
		N	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	2	Mean	147.97	11.95	1.18	25.66	.00	8.03	5.65	2.64	.17
		N	9	9	9	9	9	9	9	9	9
	3	Mean	135.10	.00	.00	22.84	.00	.00	5.42	.70	.02
		N	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	Total	Mean	133.81	7.17	.71	24.38	.00	4.82	5.45	2.04	.11
		N	15	15	15	15	15	15	15	15	15
Lettovälipinta	1	Mean	53.08	213.00	.00	18.43	.00	16.80	11.47	1.31	.00
		N	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	2	Mean	.00	310.34	46.32	25.94	.00	20.83	11.65	3.55	.61
		N	5	5	5	5	5	5	5	5	5
	3	Mean	96.50	213.00	.97	23.64	.00	21.00	11.93	.78	.27
		N	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Total	Mean	33.24	267.08	25.95	23.76	.00	19.97	11.67	2.44	.40
		N	9	9	9	9	9	9	9	9	9
Mesojänne	1	Mean	.00	170.36	75.27	17.41	80.09	42.24	13.85	7.23	1.56
		N	7	7	7	7	7	7	7	7	7
	2	Mean	4.06	228.98	61.81	24.66	62.84	42.97	14.14	14.01	4.39
		N	19	19	19	19	19	19	19	19	19
	3	Mean	.00	156.63	94.02	24.42	78.39	42.00	15.45	6.52	8.23
		N	7	7	7	7	7	7	6	6	6
	Total	Mean	2.34	201.20	71.50	23.07	69.80	42.61	14.32	11.13	4.49
		N	33	33	33	33	33	33	32	32	32
Mesorimpi	1	Mean	38.99	27.30	.10	26.13	.00	.34	1.25	.26	.00
		N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	2	Mean	105.83	36.27	3.25	27.90	.00	1.65	2.73	.62	.55
		N	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	3	Mean	98.62	38.52	.00	28.87	.00	.67	2.68	.05	.61
		N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	Total	Mean	91.02	34.92	1.97	27.74	.00	1.19	2.43	.43	.45
		N	50	50	50	50	50	50	50	50	50
Mesovälipinta	1	Mean	17.85	179.63	19.62	21.66	8.06	28.84	9.47	1.22	.08
		N	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	2	Mean	43.21	184.25	13.12	27.58	12.18	26.50	10.46	5.03	.98
		N	22	22	22	22	22	22	22	22	22
	3	Mean	20.91	184.96	26.38	29.39	7.90	28.56	11.67	1.35	.01
		N	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	Total	Mean	34.80	183.56	16.60	26.86	10.70	27.28	10.50	3.71	.65
		N	34	34	34	34	34	34	34	34	34
Oligojänne	2	Mean	157.62	35.86	.00	26.83	.00	42.00	7.90	1.74	.00
		N	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	Total	Mean	157.62	35.86	.00	26.83	.00	42.00	7.90	1.74	.00
		N	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Oligorimpi	1	Mean	36.19	43.03	6.18	25.92	.00	3.53	.00	1.31	.00
		N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	2	Mean	76.75	32.59	4.79	30.24	.00	5.21	.94	1.43	.00
		N	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	3	Mean	69.58	38.88	12.55	32.31	.00	3.02	.85	1.10	.00
		N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	Total	Mean	67.20	35.93	6.62	29.79	.00	4.44	.74	1.34	.00
		N	50	50	50	50	50	50	50	50	50
Oligovälipinta	1	Mean	57.90	156.56	29.27	20.73	9.86	6.16	14.27	.44	.04
		N	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	2	Mean	76.50	175.49	24.82	28.48	.00	20.91	12.36	5.73	.17
		N	18	18	18	18	18	18	18	18	18
	3	Mean	76.56	146.29	34.10	27.07	.00	7.84	15.42	1.09	1.01
		N	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	Total	Mean	72.79	165.86	27.57	26.64	1.97	15.34	13.35	3.74	.31
		N	30	30	30	30	30	30	30	30	30
Total	1	Mean	35.97	98.61	20.07	22.72	15.18	13.13	6.58	1.90	.26
		N	44	44	44	44	44	44	44	44	44
	2	Mean	71.23	113.20	17.60	27.74	10.75	16.79	7.09	4.32	.95
		N	136	136	136	136	136	136	136	136	136
	3	Mean	65.12	97.36	26.10	28.12	13.55	13.44	7.69	1.60	1.45
		N	44	44	44	44	44	44	43	43	43
	Total	Mean	63.10	107.22	19.75	26.83	12.17	15.42	7.10	3.32	.91
		N	224	224	224	224	224	224	223	223	223

Liite 4. Keskimääräinen **lehtialaindeksi** ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) kasviryhmittäin ja suotyypeittäin alku-(1)(10.–12.6.), keski-(2)(17.–19.7.) ja loppukesällä (3)(19.–20.8.). Lehtialaindeksit on laskettu regressiomalleista saatujen yhtälöiden avulla.

Suotyyppi	Aika		Sirppisammalet	Rahkasammalet	Ruskosammalet	Sarakasvit ja leväkkö	Vaivaiskoivu	Suokukka	Karpalo	Raate	Kurjenjalka
Lettorimpi	1	Mean	.6660	.0000	.0000	.1077	.0000	.0000	.0358	.0189	.0000
		N	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	2	Mean	1.4844	.2337	.0010	.1603	.0000	.0337	.0415	.0309	.0022
		N	9	9	9	9	9	9	9	9	9
	3	Mean	1.4472	.0000	.0000	.1273	.0000	.0000	.0398	.0143	.0003
		N	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Lettovälipinta	Total	Mean	1.3133	.1402	.0006	.1432	.0000	.0202	.0400	.0252	.0013
		N	15	15	15	15	15	15	15	15	15
	1	Mean	.3267	4.1650	.0000	.0767	.0000	.0705	.0842	.0152	.0000
		N	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	2	Mean	.0000	6.0684	.0406	.1535	.0000	.0874	.0855	.0307	.0077
		N	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Mesojänne	3	Mean	1.0800	4.1650	.0008	.1241	.0000	.0881	.0875	.0188	.0035
		N	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Total	Mean	.3126	5.2224	.0227	.1299	.0000	.0838	.0857	.0246	.0051
		N	9	9	9	9	9	9	9	9	9
	1	Mean	.0000	3.3313	.0659	.0760	.1925	.1773	.1017	.0876	.0199
		N	7	7	7	7	7	7	7	7	7
Mesorimpi	2	Mean	.0182	4.4774	.0541	.1490	.1505	.1803	.1038	.2225	.0560
		N	19	19	19	19	19	19	19	19	19
	3	Mean	.0000	2.1850	.0952	.1377	.1885	.1763	.1145	.0738	.1059
		N	6	6	6	6	7	7	7	7	7
	Total	Mean	.0108	3.7968	.0644	.1309	.1675	.1788	.1056	.1623	.0589
		N	32	32	32	32	33	33	33	33	33
Mesovälipinta	1	Mean	.1306	.5339	.0001	.1597	.0000	.0014	.0092	.0056	.0000
		N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	2	Mean	.9712	.7091	.0028	.1862	.0000	.0069	.0201	.0117	.0071
		N	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	3	Mean	.8714	.7532	.0000	.1943	.0000	.0028	.0197	.0046	.0077
		N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Oligojänne	Total	Mean	.7831	.6829	.0017	.1825	.0000	.0050	.0178	.0091	.0058
		N	50	50	50	50	50	50	50	50	50
	1	Mean	.0585	3.5125	.0172	.1105	.0224	.1210	.0695	.0184	.0010
		N	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	2	Mean	.3445	3.6027	.0115	.1765	.0322	.1112	.0768	.0650	.0125
		N	22	22	22	22	22	22	22	22	22
Oligorimpi	3	Mean	.0765	3.6166	.0231	.2013	.0219	.1198	.0856	.0125	.0002
		N	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	Total	Mean	.2467	3.5893	.0145	.1692	.0287	.1145	.0771	.0475	.0083
		N	34	34	34	34	34	34	34	34	34
	2	Mean	1.5498	.7011	.0000	.1676	.0000	.1763	.0580	.0208	.0000
		N	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Oligovälipinta	Total	Mean	1.5498	.7011	.0000	.1676	.0000	.1763	.0580	.0208	.0000
		N	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	1	Mean	.1944	.8414	.0054	.1535	.0000	.0148	.0000	.0204	.0000
		N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	2	Mean	.6944	.6373	.0042	.2110	.0000	.0219	.0069	.0191	.0000
		N	30	30	30	30	30	30	30	30	30
Total	3	Mean	.6413	.7602	.0110	.2419	.0000	.0127	.0062	.0133	.0000
		N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	Total	Mean	.5838	.7027	.0058	.2057	.0000	.0186	.0054	.0182	.0000
		N	50	50	50	50	50	50	50	50	50
	1	Mean	.4770	3.0613	.0256	.0990	.0219	.0258	.1048	.0084	.0005
		N	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Total	2	Mean	.7160	3.4315	.0217	.1856	.0000	.0877	.0907	.0737	.0021
		N	18	18	18	18	18	18	18	18	18
	3	Mean	.7288	2.8605	.0299	.1709	.0000	.0329	.1132	.0088	.0129
		N	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	Total	Mean	.6708	3.2433	.0241	.1653	.0044	.0644	.0980	.0477	.0040
		N	30	30	30	30	30	30	30	30	30
Total	1	Mean	.2071	1.9283	.0176	.1227	.0367	.0551	.0483	.0255	.0034
		N	44	44	44	44	44	44	44	44	44
	2	Mean	.6529	2.2135	.0154	.1815	.0262	.0705	.0520	.0618	.0121
		N	136	136	136	136	136	136	136	136	136
	3	Mean	.6153	1.7543	.0233	.1872	.0330	.0564	.0579	.0205	.0206
		N	43	43	43	43	44	44	44	44	44
Total	Total	Mean	.5577	2.0687	.0174	.1710	.0296	.0647	.0525	.0465	.0121
		N	223	223	223	223	224	224	224	224	224

Liite 5. Lettojänteen kasvillisuuden kehittyminen kesän yli. Samasta kartoitusruudusta on otettu kuva viikoittain 7.6.–18.8. välisenä aikana.



7.6



14.6.



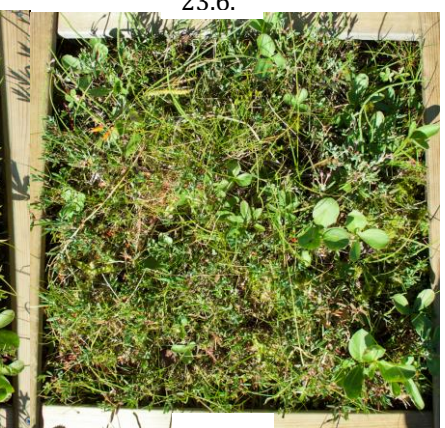
23.6.



29.6.



7.7.



14.7.



21.7.



28.7.



4.8.



12.8.



18.8.

Liite 6. Lettojänteen, –välipinnan ja -rimmen kasvillisuus kesän eri aikoina.



a) Lettojännettä ja lettovälipintaa 14.6. ja 18.8. Kesäkuun kuvassa näkyy vaaleanpunaisena kukkivia suokukkia, kun taas loppukesällä sarat ja villat peittävät varvut alleen.



b) Etualalla lettovälipinta ja takana lettorimpi 14.6. ja 14.7. Kesäkuun puolivälissä suokukat kukkivat ja vedenpinta oli melko korkealla. Heinäkuun puolivälissä suo oli vihreimmillään ja vedenpinta laskenut.

Liite 7. Sammalten ja putkilokasvien keskimääräinen ja keskikesäinen biomassa (a ja b) ja lehtialaindeksi (c ja d) suotyypeillä sekä parittaisen vertailun (Tukeyn testin) tulokset.

a) **Sammalten** keskimääräinen **biomassa** suotyypeillä ja parittaisen vertailun tulokset. Merkitsevät erot ($P < 0,05$) suotyyppien välillä on lihavoitu.

Suotyypit	Oligotrofinen rimpi	Oligotrofinen välipinta	Oligotrofinen jänne	Mesotrofinen rimpi	Mesotrofinen välipinta	Mesotrofinen jänne	Lettorimpi	Lettovälipinta
n	30	18	3	30	22	19	9	5
Biomassan keskiarvo	114	277	193	145	241	295	161	357
Oligotrofinen rimpi		< 0.000	0.950	0.968	0.004	< 0.000	0.964	0.001
Oligotrofinen välipinta			0.945	0.006	0.977	1.000	0.234	0.875
Oligotrofinen jänne				0.997	0.998	0.855	1.000	0.541
Mesotrofinen rimpi					0.078	0.001	1.000	0.006
Mesotrofinen välipinta						0.812	0.671	0.478
Mesotrofinen jänne							0.095	0.965
Lettorimpi								0.061
Lettovälipinta								

b) **Putkilokasvien** keskimääräinen **biomassa** suotyypeillä ja parittaisen vertailun tulokset. Merkitsevät erot ($P < 0,05$) suotyyppien välillä on lihavoitu.

Suotyypit	Oligotrofinen rimpi	Oligotrofinen välipinta	Oligotrofinen jänne	Mesotrofinen rimpi	Mesotrofinen välipinta	Mesotrofinen jänne	Lettorimpi	Lettovälipinta
n	30	18	3	30	22	19	9	5
Biomassan keskiarvo	38	68	78	33	83	163	42	63
Oligotrofinen rimpi		0.301	0.782	1.000	0.008	< 0.000	1.000	0.936
Oligotrofinen välipinta			1.000	0.153	0.957	< 0.000	0.839	1.000
Oligotrofinen jänne				0.681	1.000	0.044	0.914	1.000
Mesotrofinen rimpi					0.002	< 0.000	1.000	0.862
Mesotrofinen välipinta						< 0.000	0.271	0.982
Mesotrofinen jänne							< 0.000	< 0.000
Lettorimpi								0.990
Lettovälipinta								

c) **Sammalten** keskimääräinen **lehtialaindeksi** suotyypeillä ja parittaisen vertailun tulokset. Merkitsevät erot ($P < 0,05$) suotyyppien välillä on lihavoitu.

Suotyypit	Oligotrofinen rimpi	Oligotrofinen välipinta	Oligotrofinen jänne	Mesotrofinen rimpi	Mesotrofinen välipinta	Mesotrofinen jänne	Lettorimpi	Lettovälipinta
n	30	18	3	30	22	19	9	5
Lehtialaindeksin keskiarvo	1.36	4.17	2.25	1.68	3.96	4.55	1.72	6.11
Oligotrofinen rimpi		0.017	0.999	1.000	0.020	0.003	1.000	0.011
Oligotrofinen välipinta			0.952	0.057	1.000	1.000	0.370	0.858
Oligotrofinen jänne				1.000	0.972	0.880	1.000	0.540
Mesotrofinen rimpi					0.072	0.012	1.000	0.024
Mesotrofinen välipinta						0.997	0.448	0.763
Mesotrofinen jänne							0.188	0.950
Lettorimpi								0.090
Lettovälipinta								

d) **Putkilokasvien** keskimääräinen **lehtialaindeksi** suotyypeillä ja parittaisen vertailun tulokset. Merkitsevät erot ($P < 0,05$) suotyyppien välillä on lihavoitu.

Suotyypit	Oligotrofinen rimpi	Oligotrofinen välipinta	Oligotrofinen jänne	Mesotrofinen rimpi	Mesotrofinen välipinta	Mesotrofinen jänne	Lettorimpi	Lettovälipinta
n	30	18	3	30	22	19	9	5
Lehtialaindeksin keskiarvo	0.259	0.440	0.423	0.232	0.474	0.862	0.269	0.365
Oligotrofinen rimpi		0.037	0.846	0.999	0.002	< 0.000	1.000	0.944
Oligotrofinen välipinta			1.000	0.008	0.999	< 0.000	0.355	0.994
Oligotrofinen jänne				0.715	1.000	0.007	0.926	1.000
Mesotrofinen rimpi					< 0.000	< 0.000	1.000	0.834
Mesotrofinen välipinta						< 0.000	0.123	0.942
Mesotrofinen jänne							< 0.000	< 0.000
Lettorimpi								0.985
Lettovälipinta								